



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE
CAMPUS II – AREIA-PB

CLARICE VIEIRA DE SOUZA

**VARIAÇÃO SAZONAL E INTERANUAL NA DINÂMICA POPULACIONAL
DE MARSUPIAIS E ROEDORES EM UM MOSAICO DE SAVANA E
FLORESTA SEMIDECÍDUA NO EXTREMO NORTE DA MATA ATLÂNTICA**

Areia - Paraíba
Agosto 2017

CLARICE VIEIRA DE SOUZA

**VARIAÇÃO SAZONAL E INTERANUAL NA DINÂMICA POPULACIONAL DE
MARSUPIAIS E ROEDORES EM UM MOSAICO DE SAVANA E FLORESTA
SEMIDECÍDUA NO EXTREMO NORTE DA MATA ATLÂNTICA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade da Universidade Federal da Paraíba, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Alexandre Ramlo Torre Palma

Areia - Paraíba
Agosto de 2017

Catálogo na Publicação
Setor de Catalogação e Classificação

S729v Souza, Clarice Vieira de.
Variação sazonal e intelectual na dinâmica populacional de marsupiais e roedores em um mosaico de savana e floresta semidecídua no extremo norte da Mata Atlântica / Clarice Vieira de Souza. - João Pessoa, 2017.
89 f. : il. -

Orientador: Alexandre Ramlo Torre Palma.
Dissertação (Mestrado) – UFPB/PPGBIO

1. Dinâmica populacional. 2. Flutuações populacionais. 3. Sazonalidade. I. Título.

UFPB/BC

CDU – 574.3(043)



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE POS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE
CAMPUS II – AREIA-PB

TÍTULO: “VARIAÇÃO SAZONAL E INTERANUAL NA DINÂMICA POPULACIONAL DE MARSUPIAIS E ROEDORES EM UM MOSAICO DE SAVANA E FLORESTA SEMIDECÍDUA NO EXTREMO NORTE DA MATA ATLÂNTICA”

AUTOR: CLARICE VIEIRA DE SOUZA

JULGAMENTO

CONCEITO:

Aprovada

EXAMINADORES:

Alexandre R.T. Palma

Dr. Alexandre Ramlo Torre Palma
Presidente da comissão examinadora

Alan Loures Ribeiro

Dr. Alan Loures Ribeiro
Examinador externo

Helder Farias Pereira de Araujo

Dr. Helder Farias Pereira de Araujo
Examinador interno

Areia - PB, 25 de agosto de 2017

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha família por todo apoio, incentivo e compreensão, principalmente à minha mãe Cláudia Leila e às minhas tias Marisa e Márcia.

Ao meu companheiro e melhor amigo de longa data, Ítalo, sempre presente e atencioso. Obrigada pela força e apoio.

Ao meu orientador, Alexandre Palma, por me ensinar como fazer pesquisa, por me mostrar a importância do compromisso com a pesquisa e por me apresentar essas criaturas tão lindas, os pequenos mamíferos.

À Águeda, minha amiga de campo, laboratório, sala de aula, vida. Guardarei sempre as lembranças de Guaribas, do Jardim Botânico e do Seridó. Obrigada pelas conversas, conselhos e parceria nessa jornada.

Aos demais colegas de laboratório, em especial, Larissa e Suênia, por toda assistência, contribuição e companhia na realização desse e dos demais trabalhos.

Aos professores do curso de Ciências Biológicas e do Mestrado em Biodiversidade por todos os ensinamentos e contribuição para a minha formação, cada um me ajudando a compreender melhor nosso objeto de estudo, a vida.

À professora Maja Kajin por toda ajuda com as análises no programa MARK.

Ao pessoal da REBIO Guaribas por todo o suporte oferecido.

Ao programa de Pós-Graduação em Biodiversidade.

À Rede BioM.A Mudanças Climáticas (CNPq/PPBio Mata Atlântica), em especial aos coordenadores do projeto Carlos Eduardo V. Grelle e Mariana M. Vale, pelo financiamento ao projeto de pesquisa entre 2013-2015.

À Universidade Federal da Paraíba, à Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa (PRPG) e à CAPES pelo apoio financeiro.

RESUMO

Populações variam ao longo do tempo como consequência das variações nas taxas de mortalidade, natalidade e migração. As flutuações populacionais ocorrem tanto a nível sazonal como entre os anos e são associadas a fatores endógenos e climáticos. Para investigar a sazonalidade e o efeito de fatores endógenos e exógenos sobre a dinâmica populacional de pequenos mamíferos, foram usados dados de captura-marcação-recaptura de roedores e marsupiais em um mosaico de savana e floresta semidecídua no extremo norte da Mata Atlântica. O tamanho, a densidade e a biomassa populacionais das espécies de marsupiais foram sazonais, no entanto, esse padrão não foi observado na espécie de roedor. As populações foram mais fortemente correlacionadas às variáveis climáticas de precipitação e taxa de evapotranspiração com um atraso de dois e seis meses. A sobrevivência de *D. albiventris* foi fortemente afetada pelo ENSO e a população foi regulada por um mecanismo de *feedback* negativo. *Marmosa murina* foi pouco influenciada por fatores climáticos, com a dinâmica populacional determinada principalmente por um *feedback* positivo e pelo efeito da população de *D. albiventris*. Nossos resultados confirmam que marsupiais neotropicais apresentam sazonalidade e são afetados tanto por fatores endógenos como climáticos. Entretanto, diferenças ecológicas, interações entre as espécies e o tipo de ambiente podem conduzir a respostas distintas observadas entre as espécies.

Palavras-chave: sazonalidade; pequenos mamíferos; flutuações populacionais; precipitação, *feedback*

ABSTRACT

Populations change through time as consequence of variations in the rates of deaths, births, and migration. Seasonal and inter-annual population fluctuations are associated with endogenous and climatic factors. In order to investigate the seasonality and the effect of endogenous and exogenous factors upon the population dynamics of small mammals, we used data from a capture-mark-recapture study about rodents and marsupials in a mosaic of savanna and forest at the northern tip of the Brazilian Atlantic Forest. The size, density and biomass of the marsupial populations were seasonal. However, this pattern was not observed for the rodents. Small mammal populations were more strongly correlated to the climatic variables of precipitation and evapotranspiration rate with two and six months lags. The survival of *D. albiventris* was strongly affected by ENSO and the population was regulated by a negative feedback mechanism. *Marmosa murina* was weakly affected by the climatic factors. Its population dynamics was mainly determined by a positive feedback and by the effect of *D. albiventris* population. Our results confirm that neotropical marsupials presents a seasonal population dynamics and they are affected by endogenous and climatic factors. However, the ecological differences, interactions between species and environmental type could drive to distinct responses of the species.

Key words: seasonality; small mammals; populational fluctuations; precipitation; feedback

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.1. Média da precipitação mensal na área de estudo ao longo de 16 anos (1999-2015). Dados: Proclima (CPTEC/INPE, 2016). 24
- Figura 1.2. Área de estudo. Os pontos pretos indicam os dois transectos onde ocorreram as coletas de pequenos mamíferos. 24
- Figura 1.3. Tamanho populacional (MNKA) das espécies de pequenos mamíferos mais abundantes na REBIO Guaribas. Até jan/12 os dados se referem a coletas apenas no tabuleiro. A partir de fev/12 os dados de tabuleiro e mata foram somados. 28
- Figura 1.4. Variação sazonal do tamanho populacional das espécies de pequenos mamíferos capturadas na área de estudo. Os gráficos apresentam dados dos dois transectos somados. As barras pretas representam o MNKA e os triângulos representam o vetor resultante do MNKA (direção = média angular; comprimento = ρ , variância angular). A linha azul mostra a precipitação média diária (mm/dia). Os valores de MNKA e precipitação foram ajustados em cada gráfico para poderem ser visualizados. Os números entre parênteses indicam quantas unidades equivalem cada círculo. 31
- Figura 1.5. Variação sazonal da densidade populacional (MNKA/área de influência do transecto) das espécies de pequenos mamíferos capturadas na área de estudo. Os gráficos apresentam dados dos dois transectos somados. As barras pretas representam a densidade e os triângulos representam o vetor resultante deste parâmetro (direção = média angular; comprimento = ρ , variância angular). A linha azul mostra a precipitação média diária (mm/dia), os valores foram ajustados em cada gráfico para poderem ser visualizados. Os números entre parênteses indicam quantas unidades equivalem cada círculo. 32
- Figura 1.6. Variação sazonal da biomassa (g/ha) das espécies de pequenos mamíferos capturadas na área de estudo. Os gráficos apresentam dados dos dois transectos somados. As barras pretas representam a biomassa e os triângulos representam o vetor resultante deste parâmetro (direção = média angular; comprimento = ρ , variância angular). A linha azul mostra a precipitação média diária (mm/dia), os valores foram ajustados em cada gráfico para poderem ser visualizados. Os números entre parênteses indicam quantas unidades equivalem cada círculo. 34

Figura 1.7. Correlação cruzada entre os parâmetros populacionais (no centro) e os parâmetros climáticos (nas laterais) das espécies mais capturadas de pequenos mamíferos na REBIO Guaribas ao longo de cinco anos de estudo. As setas indicam correlação significativa entre as variáveis por elas conectadas. Setas contínuas indicam correlação para valores médios (1999 - 2015) e as setas tracejadas indicam para valores atuais (2011 - 2015) das variáveis climáticas. O valor e o sentido da correlação estão próximos as setas, em parêntesis está o lag (meses) que apresentou maior correlação entre as variáveis. Os dados populacionais são para tabuleiro + mata. 35

Figura 2.1. Variação temporal a) da precipitação mensal na área de estudo e b) dos índices de ENSO e TSA, ao longo do período do estudo. 52

Figura 2.2. Parâmetros populacionais de *D. albiventris*. Os valores foram estimados com base da média ponderada das estimativas dos modelos criados e que obtiveram WAICc \neq 0. 57

Figura 2.3. Parâmetros populacionais de *M. murina*. Os valores resultam da média ponderada das estimativas dos modelos criados e que obtiveram WAICc \neq 0. 57

Figura 2.4. Modelos conceituais das interações e efeitos dos fatores que influenciam a dinâmica populacional de *D. albiventris* (esquerda) e *M. murina* (direita). As setas contínuas indicam fatores que atuam sobre as populações, baseado no Δ AICc. As setas tracejadas indicam fatores que foram testados, mas que não afetaram as espécies (Δ AICc > 7). A espessura das setas indica a intensidade do efeito que a variável tem sobre o parâmetro populacional. A intensidade foi dada pela WAICc acumulado dos modelos (Δ AICc > 7) em que a variável estava presente. 59

LISTA DE TABELAS

Tabela 1.1. Espécies de mamíferos capturadas com armadilhas Sherman® na REBIO Guaribas durante o período do estudo. “Nº de indivíduos” representa o número de indivíduos marcados e o “Total de capturas”, o número de capturas e recapturas ao longo dos meses de amostragem. T = tabuleiro; M = mata. 27

Tabela 1.2. Estatística circular para o tamanho populacional (MNKA) das espécies de pequenos mamíferos capturadas na REBIO Guaribas durante o estudo. A data equivalente a média angular está entre parêntesis. (*) $0,01 < p < 0,05$; (**) $0,001 < p < 0,01$; (***) $p < 0,001$. Letras distintas representam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as médias angulares das espécies em cada transecto (teste de Watson)..... 30

Tabela 1.3. Estatística circular para a densidade populacional das espécies de pequenos mamíferos capturadas na REBIO Guaribas durante o estudo. A data equivalente a média angular está entre parêntesis. (*) $0,01 < p < 0,05$; (**) $0,001 < p < 0,01$; (***) $p < 0,001$. Letras distintas representam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as médias angulares das espécies em cada transecto (teste de Watson)..... 30

Tabela 1.4. Estatística circular para a biomassa das espécies de pequenos mamíferos capturadas na REBIO Guaribas durante o estudo. A data equivalente a média angular está entre parêntesis. (*) $0,01 < p < 0,05$; (**) $0,001 < p < 0,01$; (***) $p < 0,001$. Letras distintas representam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as médias angulares das espécies em cada transecto (teste de Watson). 33

Tabela 2.1. Variação interanual nas oscilações climáticas do Pacífico (ENSO) e do Atlântico (TSA) e na pluviosidade na REBIO Guaribas (CPTEC/INPE, 2016). O estado da oscilação ENSO refere-se ao 2º semestre do ano anterior, enquanto a fase da oscilação TSA refere-se ao 1º semestre do corrente ano (dados disponíveis no site da *National Oceanic and Atmospheric Administration*). A contribuição de cada estado climático para a pluviosidade regional é apresentada entre parêntesis e segue Andreoli e Kayano (2006).51

Tabela 2.2. Variáveis usadas nos modelos lineares e que potencialmente afetam as populações de marsupiais. 55

Tabela 2.3. Conjunto de modelos candidatos para os parâmetros populacionais de *D. albiventris*. Estão representados os cinco melhores modelos segundo o AICc. P = número de parâmetros; (.) = constante. 56

Tabela 2.4. Conjunto de modelos candidatos para os parâmetros populacionais de *M. murina*. Estão representados os cinco melhores modelos segundo o AICc. P = número de parâmetros; (.) = constante. 58

SUMÁRIO

RESUMO

ABSTRACT

LISTA DE FIGURAS

LISTA DE TABELAS

INTRODUÇÃO GERAL	11
1. Sazonalidade na dinâmica populacional de pequenos mamíferos em um mosaico de savana e floresta semidecídua.....	20
RESUMO.....	21
INTRODUÇÃO	22
MATERIAL E MÉTODOS	23
RESULTADOS	27
DISCUSSÃO	35
2. O papel de fatores endógenos e exógenos sobre a dinâmica populacional de duas espécies de marsupiais neotropicais	47
RESUMO.....	48
INTRODUÇÃO	49
MATERIAL E MÉTODOS	50
RESULTADOS	55
DISCUSSÃO	60
CONSIDERAÇÕES FINAIS	69
APÊNDICE A - Resultados da correlação cruzada (Capítulo I).....	70
ANEXO I - Normas da revista científica – Mammalian Biology	76

INTRODUÇÃO GERAL

As populações são o conjunto de indivíduos da mesma espécie que habitam uma mesma área, onde desempenham suas funções normais (Berryman, 1999). O tamanho populacional, a densidade de indivíduos, a biomassa, a estrutura etária, o recrutamento, entre outros aspectos populacionais variam ao longo do tempo, o que gera um padrão dinâmico nas populações (Gentile et al., 2012).

As variações nos números populacionais são o resultado dos nascimentos, mortes e migrações de indivíduos, os quais são as causas próximas da variação dos parâmetros populacionais (Gentile et al., 2012). As causas próximas, por sua vez, são afetadas por fatores exógenos e endógenos à população, os quais são as causas finais da dinâmica populacional (Radchuk et al., 2016). Fatores exógenos são aqueles que afetam a população, mas não são afetados por ela (Berryman, 1999). Entre esses fatores estão: precipitação (Bergallo e Magnusson, 1999; Ernest et al., 2000; Maestri e Marinho, 2014), fotoperíodo (Cerqueira, 2005; McAllan e Dickman, 1986), temperatura (Chen et al., 2015) e predação (Fonseca e Robinson, 1990; Moura et al., 2009; Mueller et al., 2016).

Por outro lado, os fatores endógenos estão relacionados com as características das populações. Ao mesmo tempo em que as afetam, podem ser afetados pelos efeitos que provocam (Sinclair e Pech, 1996). Nesse mecanismo de retroalimentação (*feedback*), também conhecido por dependente de densidade, a sobrevivência, o recrutamento e a taxa de crescimento são afetados pelo tamanho da própria população (Herrando-Pérez et al., 2012). Os mecanismos de retroalimentação negativa agem de forma compensatória, reduzindo o tamanho da população quando os números ultrapassam a capacidade suporte do ambiente (Ferreira et al., 2016). Além disso, os fatores endógenos podem ter um efeito imediato ou retardado sobre as populações (Forchhammer et al., 1998; Lima e Jaksic, 1998a; Merritt et al., 2001).

Em muitos estudos foi identificado que as populações são afetadas tanto por uma estrutura de *feedback* como por fatores independentes de densidade como a precipitação (Lima e Jaksic, 1998a, b; Previtali et al., 2009). Porém, cada espécie pode ser afetada de forma e intensidades diferentes, havendo diferenças também em relação à estação do ano (Ferreira et al., 2016; Lima et al., 2002; Pinot et al., 2014).

Em geral, pequenos marsupiais e roedores possuem características que os tornam modelos interessantes para o estudo de dinâmica populacional. Entre essas características estão: 1) abundância; 2) endotermia, com alto requerimento energético;

3) incapacidade de longas migrações ou de estivar, sendo obrigados a permanecer ativos no mesmo ambiente durante o ano inteiro; 4) especificidade por habitats; 5) ciclo de vida ao redor de um ano; e 6) adaptação a um amplo espectro de dietas e modos de locomoção (Emmons e Feer, 1990; Paglia et al., 2012).

Juntos, marsupiais e roedores representam 42,6% das espécies de mamíferos brasileiras (7,9% e 34,7%, respectivamente), onde ocupam as mais variadas fisionomias vegetais (Paglia et al., 2012). No Brasil, os marsupiais pertencem à família Didelphidae, a qual está restrita às Américas (Emmons e Feer, 1990). Os roedores da fauna brasileira estão distribuídos em nove famílias, sendo as mais diversas Cricetidae (131 espécies) e Echimyidae (65 espécies) (Paglia et al., 2012). No geral, marsupiais e roedores são onívoros, com uma dieta baseada em artrópodes, frutos, sementes e pequenos vertebrados (Cáceres e Monteiro, 2001; Camargo et al., 2014; Carvalho et al., 2005; Casella, 2011). As semelhanças ecológicas e a sobreposição na ocorrência das espécies de pequenos mamíferos as tornam competidoras e, eventualmente, as espécies maiores são predadoras das menores (Camargo et al., 2016; Moura et al., 2009; Wilson, 1970).

As populações de marsupiais frequentemente apresentam flutuações sazonais. Parâmetros como atividade reprodutiva, tamanho populacional, recrutamento e densidade geralmente aumentam durante o período chuvoso (Cerqueira, 2005; Mares e Ernest, 1995; Martins et al., 2006). A precipitação está positivamente relacionada com a produtividade e disponibilidade de artrópodes e frutos no ambiente (Bergallo e Magnusson, 1999; Fang et al., 2001). Assim, a reprodução ocorrendo na estação chuvosa permite que o desmame de jovens, aconteça no período com maior disponibilidade de alimento (Rademaker e Cerqueira, 2006). No entanto, alguns trabalhos já registraram aumentos populacionais no período seco (O'Connell, 1989).

Diferentemente de marsupiais, roedores costumam apresentar um padrão não-sazonal das flutuações populacionais (O'Connell, 1982). A reprodução desse grupo geralmente ocorre ao longo do ano todo (Andreazzi et al., 2011; Bonecker et al., 2009; Feliciano et al., 2002) e estaria diretamente associada à disponibilidade de alimento (Cerqueira, 2005; Layme et al., 2004). No entanto, trabalhos já verificaram picos populacionais associados ou à estação chuvosa ou à estação seca (Cademartori et al., 2004; Feliciano et al., 2002).

As populações de marsupiais e roedores também podem variar entre os anos (Emmons, 2009). Geralmente, crescimentos populacionais são registrados em anos com precipitação elevada, a qual age aumentando a disponibilidade de alimento do ambiente

(Lima et al., 2006; Lima et al., 2001; Magnusson et al., 2010; Previtali et al., 2009). As alterações no volume de chuva entre os anos podem ser influenciadas por fenômenos climáticos regionais como o *El Niño Southern Oscillation* (ENSO) que associados a outras oscilações climáticas alteram os padrões de precipitação locais (Gonzalez et al., 2013; Kane, 1997; Stenseth et al., 2003). Assim, populações de pequenos mamíferos também estão sujeitas às mudanças provocadas por estes eventos de larga-escala.

A perda de habitat e as mudanças climáticas estão entre as maiores ameaças para a mastofauna brasileira (Kelt e Meserve, 2014). Assim, o estudo da dinâmica populacional de pequenos mamíferos em um ambiente ameaçado e sob a influência de eventos climáticos associados a mudanças climáticas (Andreoli e Kayano, 2006; Gonzalez et al., 2013) traz informações valiosas. A partir delas é possível entender melhor como as espécies respondem às ameaças e traçar planos conservacionistas mais eficientes.

Devido a sua grande biodiversidade e endemismo ameaçados pela perda de território original, a Mata Atlântica é considerada um *hotspot*. No Nordeste, a Mata Atlântica ocupava 28% do território nordestino, atualmente esse valor foi reduzido para 2%. Na Paraíba, especificamente, a principal causa do desmatamento é o avanço das áreas de cultivo de cana-de-açúcar (Tabarelli et al., 2006).

Uma das principais características da Mata Atlântica é a sua heterogeneidade de formações vegetacionais, desde florestas densas até áreas com vegetação aberta (IBGE, 2008). No extremo norte de sua distribuição, é possível encontrar formações, nas quais áreas de florestas formam mosaicos de vegetação com áreas savânicas. Essas formações savânicas, também chamadas de tabuleiros, se assemelham às encontradas no cerrado *sensu stricto* (Oliveira-Filho e Carvalho, 1993). Apesar de sua relevância, os enclaves de savana em áreas florestais são extremamente ameaçados pela expansão agrícola, pouco representados em áreas de conservação (Machado et al., 2004) e pouco estudados (Lacher e Alho, 2001).

Com este trabalho nós buscamos compreender como as populações de marsupiais e roedores neotropicais variam sazonalmente e como essas variações estão correlacionadas com variáveis climáticas. Investigamos ainda, o papel de fatores exógenos e endógenos na determinação da dinâmica populacional de pequenos mamíferos.

REFERÊNCIAS

- Andreazzi, C., Rademaker, V., Gentile, R., Herrera, H.M., Jansen, A.M., D'Andrea, P.S., 2011. Population ecology of small rodents and marsupials in a semi-deciduous tropical forest of the southeast Pantanal, Brazil. *Zoologia* 28, 762-770.
- Andreoli, R.V., Kayano, M.T., 2006. Tropical Pacific and South Atlantic effects on rainfall variability over Northeastern Brazil. *Int J Climatol* 26, 1895-1912.
- Bergallo, H.G., Magnusson, W.E., 1999. Effects of climate and food availability on four rodent species in southeastern Brazil. *J Mammal* 80, 472-486.
- Berryman, A.A., 1999. Principles of population dynamics and their application. Taylor & Francis, New York.
- Bonecker, S.T., Portugal, L.G., Costa-Neto, S.F., Gentile, R., 2009. A long term study of small mammal populations in a Brazilian agricultural landscape. *Mamm Biol* 74, 469-479.
- Cáceres, N.C., Monteiro, E.L.A., 2001. Food habits, home range and activity of *Didelphis aurita* (Mammalia, Marsupialia) in a forest fragment of southern Brazil. *Stud Neotrop Fauna Environ* 36, 85-92.
- Cademartori, C.V., Fabián, M.E., Menegheti, J.O., 2004. Variações na abundância de roedores (Rodentia, Sigmodontinae) em duas áreas de floresta ombrófila mista, Rio Grande do Sul, Brasil. *Rev Bras Zoociênc* 6, 147-167.
- Camargo, N.F., Ribeiro, J.F., Camargo, A.J.A., Vieira, E.M., 2014. Diet of the gracile mouse opossum *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a neotropical savanna: intraspecific variation and resource selection. *Acta Theriol* 59, 183-191.
- Camargo, N.F., Sano, N.Y., Vieira, E.M., 2016. Predation upon small mammals by *Caluromys lanatus* (Didelphimorphia: Didelphidae) and *Callithrix penicillata* (Primates: Callitrichidae) in the Brazilian savanna. *Mammalia*, 1-4.

- Carvalho, F.M.V., Fernandez, F.A.S., Nessimian, J.L., 2005. Food habits of sympatric opossums coexisting in small Atlantic Forest fragments in Brazil. *Mamm Biol* 70, 366-375.
- Casella, J., 2011. Diet of *Didelphis aurita* and *Micoureus paraguayanus* and the fruit availability in a semideciduous Atlantic forest in Southern Brazil. *Neotrop Biol Conserv* 6, 85-93.
- Cerqueira, R., 2005. Fatores ambientais e a reprodução de marsupiais e roedores no leste do Brasil. *Arq Mus Nac* 63, 29-39.
- Chen, L.J., Wang, G.M., Wan, X.R., Liu, W., 2015. Complex and nonlinear effects of weather and density on the demography of small herbivorous mammals. *Basic Appl Ecol* 16, 172-179.
- Emmons, L.H., 2009. Long-Term Variation in Small Mammal Abundance in Forest and Savanna of Bolivian Cerrado. *Biotropica* 41, 493-502.
- Emmons, L.H., Feer, F., 1990. Neotropical rainforest mammals. A field guide. The University of Chicago Press, Chicago.
- Ernest, S.K.M., Brown, J.H., Parmenter, R.R., 2000. Rodents, plants, and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos* 88, 470-482.
- Fang, J., Piao, S., Tang, Z., Peng, C., Ji, W., 2001. Interannual Variability in Net Primary Production and Precipitation. *Science* 293, 1723-1723.
- Feliciano, B.R., Fernandez, F.A.S., De Freitas, D., Figueiredo, M.S.L., 2002. Population dynamics of small rodents in a grassland between fragments of Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Mamm Biol* 67, 304-314.
- Ferreira, M.S., Vieira, M.V., Cerqueira, R., Dickman, C.R., 2016. Seasonal dynamics with compensatory effects regulate populations of tropical forest marsupials: a 16-year study. *Oecologia* 182, 1095-1106.
- Fonseca, G.A.B., Robinson, J.G., 1990. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. *Biol Conserv* 53, 265-294.

- Forchhammer, M.C., Stenseth, N.C., Post, E., Landvatn, R., 1998. Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 265, 341-350.
- Gentile, R., Texeira, B.R., Bergallo, H.G., 2012. Dinâmica populacional de marsupiais brasileiros, in: Cáceres, N.C. (Ed.), *Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução*. Editora UFMS, Campo Grande, pp. 311-326.
- Gonzalez, R.A., Andreoli, R.V., Candido, L.A., Kayano, M.T., Ferreira de Souza, R.A., 2013. Influence of El Nino-Southern Oscillation and Equatorial Atlantic on rainfall over northern and northeastern regions of South America. *Acta Amazonica* 43, 469-480.
- Herrando-Pérez, S., Delean, S., Brook, B.W., Bradshaw, C.J.A., 2012. Density dependence: an ecological Tower of Babel. *Oecologia* 170, 585-603.
- IBGE, I.B.d.G.e.E., 2008. Mapa de área de aplicação da Lei nº 11.428 de 2006.
- Kane, R.P., 1997. Prediction of droughts in north-east Brazil: Role of ENSO and use of periodicities. *Int J Climatol* 17, 655-665.
- Kelt, D.A., Meserve, P.L., 2014. Status and challenges for conservation of small mammal assemblages in South America. *Biol Rev* 89, 705-722.
- Lacher, T.E., Alho, C.J.R., 2001. Terrestrial small mammal richness and habitat associations in an Amazon Forest-Cerrado contact zone. *Biotropica* 33, 171-181.
- Layme, V.M.G., Lima, A.P., Magnusson, W.E., 2004. Effects of fire, food availability and vegetation on the distribution of the rodent *Bolomys lasiurus* in an Amazonian savanna. *J Trop Ecol* 20, 183-187.
- Lima, M., Jaksic, F.M., 1998a. Delayed density-dependent and rainfall effects on reproductive parameters of an irruptive rodent in semiarid Chile. *Acta Theriol* 43, 225-234.
- Lima, M., Jaksic, F.M., 1998b. Population variability among three small mammal species in the semiarid Neotropics: The role of density-dependent and density-independent factors. *Ecography* 21, 175-180.

- Lima, M., Previtalli, M.A., Meserve, P.L., 2006. Climate and small rodent dynamics in semi-arid Chile: the role of lateral and vertical perturbations and intra-specific processes. *Clim Res* 30, 125-132.
- Lima, M., Stenseth, N.C., Jaksic, F.M., 2002. Population dynamics of a South American rodent: seasonal structure interacting with climate, density dependence and predator effects. *Proc R Soc B Biol Sci* 269, 2579-2586.
- Lima, M., Stenseth, N.C., Yoccoz, N.G., Jaksic, F.M., 2001. Demography and population dynamics of the mouse opossum (*Thylamys elegans*) in semi-arid Chile: seasonality, feedback structure and climate. *Proc R Soc B Biol Sci* 268, 2053-2064.
- Machado, R.B., Ramos Neto, M.B., Pereira, P.G.P., Caldas, E.F., Gonçalves, D.A., Santos, N.S., Tabor, K., Steininger, M., 2004. Estimativas de perda de área do Cerrado brasileiro. *Conserv Int*, Brasília.
- Maestri, R., Marinho, J.R., 2014. Singing in the rain. Rainfall and moonlight affect daily activity patterns of rodents in a Neotropical forest. *Acta Theriol* 59, 427-433.
- Magnusson, W.E., Layme, V.M.G., Lima, A.P., 2010. Complex effects of climate change: population fluctuations in a tropical rodent are associated with the southern oscillation index and regional fire extent, but not directly with local rainfall. *Glob Change Biol* 16, 2401-2406.
- Mares, M.A., Ernest, K.A., 1995. Population and community ecology of small mammals in a gallery forest of Central Brazil. *J Mammal* 76, 750-768.
- Martins, E.G., Bonato, V., Queiroz da-Silva, C., Furtado dos Reis, S., 2006. Seasonality in reproduction, age structure and density of the gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia : Didelphidae) in a Brazilian cerrado. *J Trop Ecol* 22, 461-468.
- McAllan, B.M., Dickman, C.R., 1986. The role of photoperiod in the timing of reproduction in the dasyurid marsupial *Antechinus-stuartii*. *Oecologia* 68, 259-264.

- Merritt, J.F., Lima, M., Bozinovic, F., 2001. Seasonal regulation in fluctuating small mammal populations: feedback structure and climate. *Oikos* 94, 505-514.
- Moura, M.C., Vieira, M.V., Cerqueira, R. 2009. Occasional intraguild predation structuring small mammal assemblages: the marsupial *Didelphis aurita* in the Atlantic Forest of Brazil. *Austral Ecol* 34, 481-489.
- Mueller, A.K., Chakarov, N., Heseker, H., Kruger, O., 2016. Intraguild predation leads to cascading effects on habitat choice, behaviour and reproductive performance. *J Anim Ecol* 85, 774-784.
- O'Connell, M.A., 1982. Population biology of North and South American grassland rodents, in: Mares, M.A. (Ed.), *Mammalian Biology in South America*. Special Publication Ser (Pymatuning Laboratory of Ecology), pp. 167-186.
- O'Connell, M.A., 1989. Population dynamics of neotropical small mammals in seasonal habitats. *J Mammal* 70, 532-548.
- Oliveira-Filho, A.T., Carvalho, D.A., 1993. Florística e fisionomia da vegetação no extremo norte do litoral da Paraíba. *Ver Bras Bot* 16, 115-130.
- Paglia, A.P., Fonseca, G.A.B., Rylands, A.B., Herrmann, G., Aguiar, L.M.S., Chiarello, A.G., Leite, Y.L.R., Costa, L.P., Siciliano, S., Kierulff, M.C.M., Mendes, S.L., Tavares, V.C., Mittermeier, R.A., Patton, J.L., 2012. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil. *Occas Pap Conserv Biol* 6, 1-76.
- Pinot, A., Gauffre, B., Bretagnolle, V., 2014. The interplay between seasonality and density: consequences for female breeding decisions in a small cyclic herbivore. *Bmc Ecol* 14.
- Previtali, M.A., Lima, M., Meserve, P.L., Kelt, D.A., Gutierrez, J.R., 2009. Population dynamics of two sympatric rodents in a variable environment: rainfall, resource availability, and predation. *Ecology* 90, 1996-2006.
- Radchuk, V., Ims, R.A., Andreassen, H.P., 2016. From individuals to population cycles: the role of extrinsic and intrinsic factors in rodent populations. *Ecology* 97, 720-732.

- Rademaker, V., Cerqueira, R., 2006. Variation in the latitudinal reproductive patterns of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia : Didelphidae). *Austral Ecol* 31, 337-342.
- Sinclair, A.R.E., Pech, R.P., 1996. Density Dependence, Stochasticity, Compensation and Predator Regulation. *Oikos* 75, 164-173.
- Stenseth, N.C., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K.S., Yoccoz, N.G., Adlandsvik, B., 2003. Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Nino Southern Oscillation and beyond. *Proc R Soc B Biol Sci* 270, 2087-2096.
- Tabarelli, M., Melo, M.D.V.C., Lira, O.C., 2006. Os estados da Mata Atlântica, in: Campanili, M., Prochnow, M. (Eds.), *Mata Atlântica: Uma rede pela floresta. Rede de ONGs da Mata Atlântica*, Brasília, pp. 37-162.
- Wilson, D., 1970. Opossum predation: *Didelphis* on *Philander*. *J Mammal* 51, 386-387.

1. Sazonalidade na dinâmica populacional de pequenos mamíferos em um mosaico de savana e floresta semidecídua

Artigo a ser submetido à revista científica **Mammalian Biology**

SOUZA, CLARICE V.^{1*}; PALMA, ALEXANDRE R. T.¹; LOURENÇO, ÁGUEDA V. S.¹

¹ Laboratório de Ecologia Terrestre, Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, Cidade Universitária, Castelo Branco, 58051-900, João Pessoa, Paraíba, Brasil

*Autor correspondente: clarice3007@gmail.com

RESUMO

Populações variam ao longo do tempo como consequência das variações nas taxas de mortalidade, natalidade e migração. Oscilações populacionais ocorrem sazonalmente e podem ser uma resposta às variações intra-anuais do ambiente. Para investigar a dinâmica populacional de marsupiais e roedores neotropicais em relação à sazonalidade e como essas populações respondem aos fatores climáticos, usamos análises circulares e de correlação cruzada nos dados de captura-marcação-recaptura coletados em um mosaico de vegetação no extremo norte da Mata Atlântica. As coletas ocorreram mensalmente de mai/2011 a set/2016, resultando na captura de 14 espécies de pequenos mamíferos. O tamanho, a densidade e a biomassa de marsupiais foram sazonais, mas esse padrão não foi observado na espécie de roedor. *Didelphis albiventris* respondeu à precipitação e à evapotranspiração com dois meses de atraso enquanto as outras espécies atrasaram cerca de seis meses. Marsupiais foram mais correlacionados com os valores médios das variáveis enquanto *N. lasiurus* teve correlações mais fortes com os valores atuais. Comparando mata e tabuleiro, a sazonalidade foi mais intensa no primeiro habitat. Nós concluímos que marsupiais são sazonais, mas a resposta diferenciada de cada espécie pode estar associada à sua própria dieta e às interações com outras espécies. Roedores seguem um padrão mais oportunista, respondendo às variações mais imediatas do ambiente. Além disso, as diferenças na dinâmica populacional das espécies entre os ambientes que formam o mosaico de vegetações reforçam a importância de estudos em ambientes heterogêneos.

Palavras-chave: populações, marsupiais, roedores, variáveis climáticas, sazonal

INTRODUÇÃO

As populações variam em resposta aos nascimentos, mortes, imigração e emigração de indivíduos (Gentile et al., 2012), originando um padrão dinâmico ao longo do tempo. Em ambientes sazonais, fatores climáticos como precipitação e temperatura variam sazonalmente e afetam a produtividade e a disponibilidade de alimento no ambiente ao longo do ano (Bergallo e Magnusson, 1999; Fang et al., 2001; Kwok et al., 2016). Assim, as populações devem enfrentar variações intra-anuais nas condições do ambiente, as quais afetam, por exemplo, a sobrevivência (Chen et al., 2015), a intensidade da competição (Previtali et al., 2009) e o recrutamento (Puida e Paglia, 2015; Rocha et al., 2017; Troyer et al., 2014).

A dinâmica populacional de marsupiais é fortemente afetada pela sazonalidade do ambiente. Em geral, didelfídeos reproduzem do fim da estação seca ao fim da estação chuvosa (Bonecker et al., 2009; Oliveira et al., 2007; Quental et al., 2001), de modo que os filhotes se tornem independentes, etapa crítica para a sobrevivência (Ferreira et al., 2013), no período de maior disponibilidade de recursos (Rademaker e Cerqueira, 2006). Como consequência de uma estação reprodutiva sazonal, outros parâmetros populacionais como tamanho populacional, número de jovens, densidade e biomassa apresentam picos em determinado período do ano (Bergallo, 1994; Cáceres, 2000; D'Andrea et al., 2007; Graipel et al., 2006; Mendel et al., 2008). Roedores, por outro lado, tendem a ter reprodução não-sazonal (Bonecker et al., 2009; D'Andrea et al., 2007; Feliciano et al., 2002) e a manter populações mais estáveis, com indivíduos de baixa sobrevivência e alta fecundidade (O'Connell, 1982). No entanto, trabalhos com várias espécies já reportaram picos reprodutivos associados à precipitação e variações sazonais nas populações de roedores (Oliveira et al., 2007; Rocha et al., 2017).

Pequenos mamíferos terrestres representam 42% da mastofauna brasileira e ocupam as mais variadas fisionomias vegetais (Paglia et al., 2012). No Brasil, os marsupiais pertencem à família Didelphidae, a qual está restrita às Américas (Emmons e Feer, 1990). Os roedores da fauna brasileira estão distribuídos em nove famílias, sendo as mais diversas Cricetidae (131 espécies) e Echimyidae (65 espécies) (Paglia et al., 2012). Em geral, essas espécies se alimentam de artrópodes, frutos, sementes e pequenos vertebrados (Cáceres, 2004; Casella e Cáceres, 2006; Leiner e Silva, 2007) e podem ser arborícolas, semi-arborícolas ou terrestres (Emmons e Feer, 1990; Paglia et al., 2012).

Espécies vivendo em áreas de mosaico vegetacional podem utilizar diferentemente as vegetações que o compõem de acordo com o período do dia, estação do ano, sexo ou faixa etária (Law e Dickman, 1998). Isso torna os mosaicos áreas com grande importância ecológica e para a conservação (Law e Dickman, 1998). Savanas muitas vezes são

encontradas formando mosaicos com outras fisionomias, porém, esses locais carecem de estudos sobre ecologia de pequenos mamíferos (Lacher e Alho, 2001). Estudos feitos nesse ambiente mostram que a riqueza e a composição de espécies podem variar entre as diferentes vegetações (Bezerra et al., 2009; Emmons, 2009; Geise et al., 2017; Vieira e Marinho-Filho, 1998). As áreas também podem variar em relação ao padrão de flutuação e reprodução das populações, sendo afetadas pela sazonalidade do ambiente (Emmons, 2009; O'Connell, 1989).

Para descrever a dinâmica populacional de marsupiais e roedores em um mosaico vegetacional sob efeito da sazonalidade e investigar como essas populações respondem aos fatores climáticos atuais e passados, usamos dados de captura-marcação-recaptura de pequenos mamíferos. Nossas hipóteses foram que 1) marsupiais e roedores respondem diferentemente à sazonalidade, com os primeiros mais abundantes durante o período chuvoso; 2) os parâmetros populacionais são correlacionados com variáveis climáticas e 3) a dinâmica populacional difere entre tabuleiro e mata.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Biológica Guaribas (REBIO Guaribas-SEMA II – 3016ha), localizada no município de Rio Tinto – Paraíba. A temperatura local não apresenta grande variação ao longo do ano, mantendo uma temperatura média anual de 25,5°C (Hijmans et al., 2005). A precipitação média anual no local é de 1364 mm/ano (anos 1999 - 2015) (CPTEC/INPE, 2016). A sazonalidade na distribuição da precipitação é bem marcada ao longo do ano (Figura 1.1). Com base na média de 1999 – 2015, a estação seca (precipitação < 100mm/mês) ocorre de setembro a fevereiro, enquanto a estação chuvosa (> 100mm/mês) ocorre de março a agosto.

A REBIO Guaribas está situada no extremo norte da Mata Atlântica e próxima a área de transição entre Mata Atlântica e Caatinga (Figura 1.2), região que é marcada por um forte gradiente de umidade do litoral para o interior do continente (Hijmans et al., 2005) e, conseqüentemente, por mudanças drásticas na vegetação.

A vegetação da área de estudo é caracterizada por um mosaico formado por mata secundária semidecídua e áreas de savana. A mata semidecídua é caracterizada por perder de 20% a 50% da sua cobertura vegetal durante a estação seca.

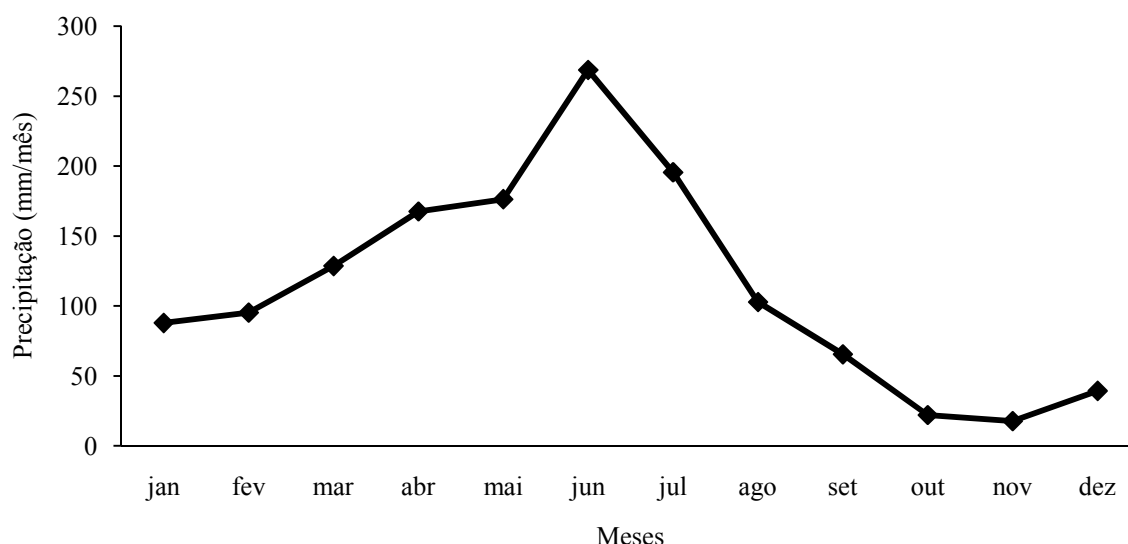


Figura 1.1. Média da precipitação mensal na área de estudo ao longo de 16 anos (1999-2015). Dados: Proclima (CPTEC/INPE, 2016).

As áreas savânicas que ocorrem na REBIO Guaribas, conhecidas como tabuleiros litorâneos, são formações que se estendem sobre as planícies do grupo geológico Barreiras e estão associadas a solos arenosos (Oliveira-Filho e Carvalho, 1993). Os tabuleiros são caracterizados pela presença de árvores e arbustos esparsos ou agrupados em manchas e por uma cobertura graminosa, apresentando uma fisionomia semelhante à do cerrado *sensu stricto* e campos cerrado presentes na região central do Brasil (Oliveira-Filho e Carvalho, 1993).

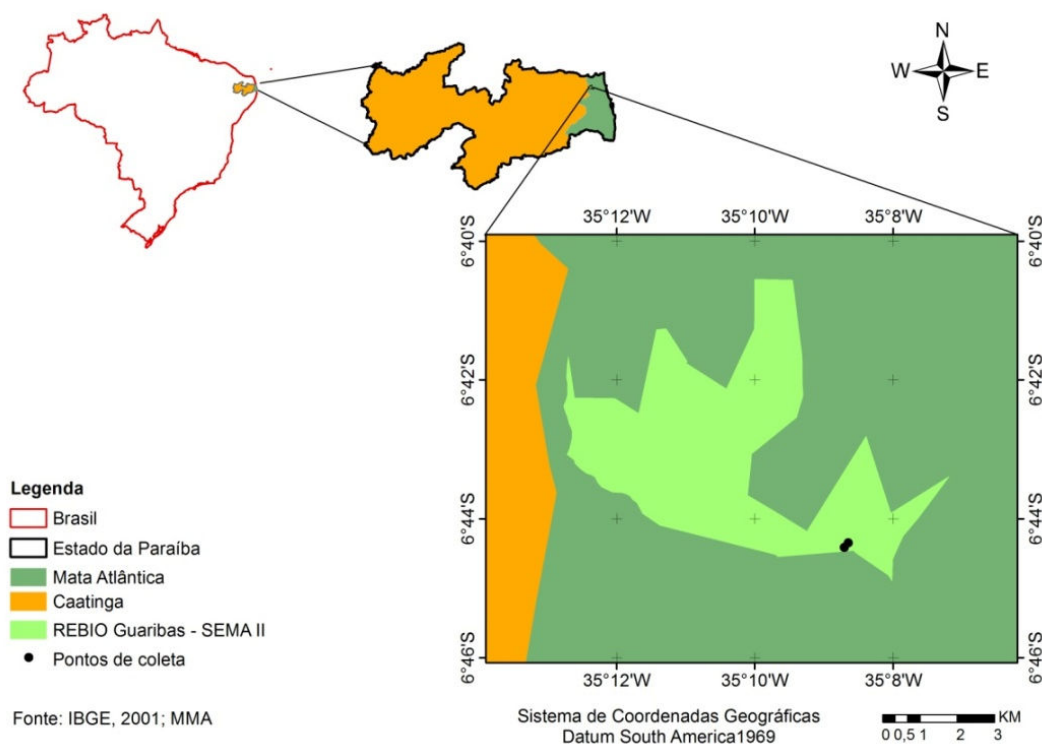


Figura 1.2. Área de estudo. Os pontos pretos indicam os dois transectos onde ocorreram as coletas de pequenos mamíferos.

Desenho amostral

Para a captura de pequenos mamíferos com armadilhas Sherman® foram estabelecidos dois transectos: um localizado em área de mata semidecídua e outro em área de tabuleiro. Em cada um foram dispostas 60 armadilhas distribuídas em 30 pontos fixos, distantes entre si em 10 metros (totalizando 290m por transecto). Um par de armadilhas de tamanhos diferentes (grande: 13 x 12 x 42,5cm e pequena: 8 x 7 x 23cm) foi posto em cada ponto: uma no chão e outra no sub-bosque (entre 1,5m e 2m), alternando-se os tamanhos em cada estrato ao longo do transecto. O período de amostragem compreendeu cinco noites por mês. As armadilhas foram iscadas com uma mistura de farinha de milho, paçoca, banana e sardinha, além de uma rodela de cenoura. As iscas eram repostas sempre no terceiro dia de amostragem ou quando era verificada a ausência de isca nas armadilhas (consumida por formigas, por exemplo).

Indivíduos capturados foram levados ao laboratório da REBIO Guaribas. Lá foram anestesiados e identificados ao nível de espécie. Foi feita a biometria (medidas de comprimento cabeça-corpo, cauda, pé, orelha e o peso), a verificação do sexo e da condição reprodutiva. A idade dos roedores foi estimada por meio do tamanho e coloração da pelagem do indivíduo. Para os marsupiais a idade foi estimada a partir do padrão de erupção e desgaste dos dentes (Tribe, 1990; Tyndale-Biscoe e Mackenzie, 1976). Os animais capturados nas armadilhas Sherman® foram marcados com furos na orelha. Após esses procedimentos os animais foram liberados em seus respectivos pontos de captura.

Análises estatísticas

Foram selecionados alguns parâmetros populacionais para analisar as populações de pequenos mamíferos. O tamanho populacional foi estimado por meio do *Minimum Number Know to be Alive* (MNKA) (Krebs, 1966). A densidade populacional de cada espécie foi calculada dividindo-se o MNKA pela área de influência do transecto ($A = 2RL + \pi R^2$), sendo L o comprimento do transecto (290 m) e R a distância média mensal entre as recapturas de indivíduos de determinada espécie (Tanaka, 1980). Para estimar a biomassa foram somados os pesos de todos os indivíduos da espécie capturados no mês e então dividido pela área de influência do transecto. Ajustes foram feitos para lidar com ausências temporárias de alguns indivíduos (Mendel et al., 2008).

Análises circulares foram aplicadas para descrever e testar a ocorrência de padrão sazonal nos parâmetros populacionais. Como análises descritivas, foram usadas a variância circular, a qual indica o grau de dispersão dos dados, e a média angular, que representa a direção média dos vetores dos dados. Como teste para sazonalidade, foi usado o teste de

Rayleigh, o qual tem como hipótese nula a distribuição uniforme dos dados. Esse teste retorna dois componentes: o comprimento médio resultante dos vetores dos dados (\bar{r}) e um valor de “p” associado ao teste estatístico. Valores de $p < 0,05$ indicam um padrão sazonal dos parâmetros populacionais. As médias angulares foram testadas para igualdade entre as espécies. Para isso, foi usado o teste de homogeneidade de Watson para duas amostras. Todas as análises circulares foram realizadas no programa R (Team, 2015) por meio do pacote CircStats (Lund e Agostinelli, 2012).

Para verificar a correlação entre os parâmetros populacionais (variáveis respostas) e os parâmetros climáticos (variáveis independentes) foi utilizada a correlação cruzada. As variáveis climáticas foram deixadas fixas, enquanto os parâmetros populacionais foram atrasados em relação a elas. Essa correlação foi avaliada de duas maneiras: (1) correlação entre os parâmetros populacionais e as variáveis climáticas atuais, ou seja, os valores mensais das variáveis climáticas de cada mês foram correlacionados com os valores mensais dos parâmetros populacionais; e (2) correlação entre os parâmetros populacionais e os valores médios das variáveis climáticas, ou seja, a média aritmética de 17 anos (1999 - 2015) dos valores das variáveis climáticas de determinado mês foram correlacionados com os valores dos parâmetros populacionais do mesmo mês. Por meio dessas duas abordagens, buscamos avaliar se os parâmetros populacionais respondem as variações de curto ou de longo prazo dos parâmetros climáticos. As análises de correlação foram feitas por meio do pacote “stats” no *software* R (Team, 2015).

Os valores diários dos parâmetros climáticos foram obtidos da estação climatológica mais próxima do local do estudo (Mamanguape-PB) no site do PROCLIMA (CPTEC/INPE, 2016). Como variáveis climáticas foram usadas a precipitação e a evapotranspiração dos 30 dias anteriores ao início das capturas. A evapotranspiração real representa o total de vapor transferido para a atmosfera por meio da evaporação da água no solo e da transpiração das plantas.

Espacialmente, as análises foram feitas de três modos: considerando apenas as capturas no transecto do tabuleiro, considerando apenas as capturas no transecto da mata e considerando as capturas em ambos os ambientes.

O período de coletas ocorreu de maio/2011 a setembro/2016. A área de tabuleiro foi amostrada ao longo de todo esse período, enquanto a área de mata foi amostrada de fevereiro/2012 a setembro/2016. Nesse período, foram realizadas 66 sessões de coleta na área de tabuleiro e 57 sessões na mata, totalizando um esforço amostral de 36.900 armadilhas-noite.

RESULTADOS

Durante o período de estudo foram feitas 728 capturas e recapturas de 293 indivíduos de pequenos mamíferos, obtendo-se um sucesso amostral de 1,97%.

Foram capturadas 14 espécies de mamíferos, sendo sete espécies de marsupiais, cinco de roedores e uma de primata (Tabela 1.1). Entre as espécies de marsupiais estão: *Didelphis albiventris* Lund 1840 (número de indivíduos capturados n = 114); *Marmosa murina* Linnaeus 1758 (n = 96); *Micoureus demerarae* Thomas 1905 (n = 18); *Gracilinanus agilis* Burmeister 1854 (n = 17); *Monodelphis domestica* Wagner 1842 (n = 8); *Cryptonanus agricolai* Moojen 1943 (n = 1) e *Caluromys philander* Linnaeus 1758 (n = 1). Todas as espécies pertencem à família Didelphidae. As espécies de roedores capturadas foram: *Necromys lasiurus* Lund 1841 (n = 25); *Cerradomys langguthi* Percequillo, Hingst-Zaher & Bonvicino 2008 (n = 10) e *Akodon cursor* Winger 1887 (n = 1). Essas espécies de roedores pertencem à família Cricetidae. Também foram capturadas duas espécies exóticas que pertencem à família Muridae: *Mus musculus* Linnaeus 1758 (n = 1) e *Rattus norvegicus* Berkenhout 1769 (n = 1).

Tabela 1.1. Espécies de mamíferos capturadas com armadilhas Sherman® na REBIO Guaribas durante o período do estudo. “Nº de indivíduos” representa o número de indivíduos marcados e o “Total de capturas”, o número de capturas e recapturas ao longo dos meses de amostragem. T = tabuleiro; M = mata.

Espécie	Nº de indivíduos		Nº de capturas		Machos		Fêmeas	
	T	M	T	M	T	M	T	M
<i>D. albiventris</i>	58	75	105	167	43	42	15	33
<i>M. murina</i>	55	60	149	144	35	45	20	15
<i>M. demerarae</i>	5	16	6	26	2	14	3	2
<i>G. agilis</i>	16	1	29	1	11	0	5	1
<i>M. domestica</i>	8	0	13	0	8	0	0	0
<i>C. philander</i>	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>C. agricolai</i>	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>N. lasiurus</i>	23	6	51	11	12	5	11	1
<i>C. langguthi</i>	5	5	10	7	3	1	2	4
<i>A. cursor</i>	0	1	0	1	0	0	0	1
<i>M. musculus</i>	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>R. norvegicus</i>	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>C. jacchus</i> .*	2	2	2	2	-	-	-	-
TOTAL	175	167	368	360	114	108	59	57

*o sexo dos indivíduos não foi identificado. N.I. = espécie não identificada

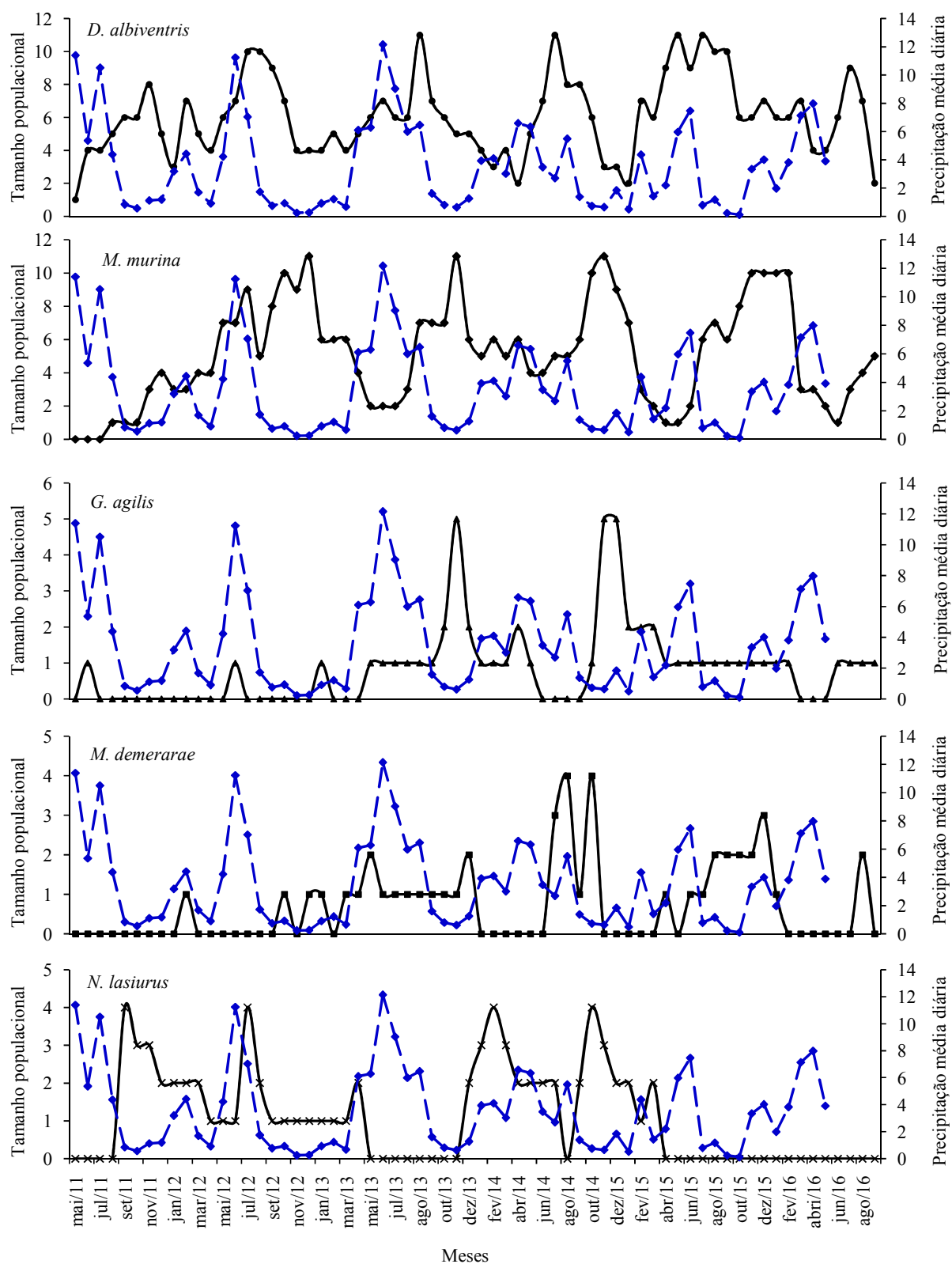


Figura 1.3. Tamanho populacional (MNKA) das espécies de pequenos mamíferos mais abundantes na REBIO Guaribas. Até jan/12 os dados se referem a coletas apenas no tabuleiro. A partir de fev/12 os dados de tabuleiro e mata foram somados.

Sazonalidade

Tamanho populacional

As populações de pequenos mamíferos flutuaram ao longo do período de estudo (Figura 1.3). De acordo com o teste de Rayleigh, o tamanho populacional das espécies de marsupiais analisadas foi sazonal (Tabela 1.2). Além disso, a sazonalidade dos marsupiais foi observada em ambos os transectos e quando os dados dos transectos foram analisados em conjunto. A espécie de roedor *N. lasiurus* não seguiu este padrão, independente do transecto. A direção média angular do tamanho populacional de *D. albiventris* foi no meio do período chuvoso (junho) enquanto nas demais espécies a direção média angular foi direcionada para o período seco (entre set e fev) (Figura 1.4). Houve uma tendência das espécies maiores terem seus picos populacionais mais cedo do que as espécies menores (Tabela 1.2).

Densidade populacional

No tabuleiro, a densidade populacional das espécies analisadas foi uniforme ao longo do ano. Na área de mata, apenas a densidade de *M. murina* apresentou sazonalidade. Quando os dados de ambos os transectos foram analisados juntos, foi observado um padrão sazonal nas espécies de marsupiais, exceto *G. agilis* (Tabela 1.3). A direção média angular da densidade populacional das espécies foi semelhante à do MNKA. A densidade populacional de *Didelphis albiventris* situou-se próxima ao fim da estação chuvosa (julho) (Figura 1.5). As densidades populacionais de *M. murina*, *M. demerarae* e *G. agilis* foram direcionadas para o período seco. Em *N. lasiurus*, a direção média angular da densidade situou-se no início do período chuvoso (março).

Biomassa

Todas as espécies analisadas apresentaram um forte padrão sazonal da biomassa da população, independente do transecto (Tabela 1.4). A direção média da biomassa foi semelhante ao ao do tamanho populacional e da densidade populacional (Figura 1.6). No entanto, respondeu com certo atraso em relação às chuvas quando comparado com os outros dois parâmetros.

Tabela 1.2. Estatística circular descritiva e sazonalidade do tamanho populacional (MNKA) das espécies de pequenos mamíferos capturadas na REBIO Guaribas durante o estudo. A data equivalente a média angular está entre parêntesis. (*) $0,01 < p < 0,05$; (**) $0,001 < p < 0,01$; (***) $p < 0,001$. Letras distintas representam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as médias angulares das espécies em cada transecto (teste de Watson).

	Média angular (rad)	Variância circular (rad)	Teste de Rayleigh
Tabuleiro			
<i>D. albiventris</i>	-2.41(14/ago) a	0.75	r bar = 0.25***
<i>M. murina</i>	-1.20 (23/out) b	0.79	r bar = 0.21 ***
<i>G. agilis</i>	-0.53 (1/dez) b	0.72	r bar = 0.28 *
<i>N. lasiurus</i>	-0.39 (9/dez) b	0.79	r bar = 0.21
Mata			
<i>D. albiventris</i>	-2.99 (11/jul) a	0.83	r bar = 0.17 **
<i>M. demerarae</i>	-1.90 (12/set) b	0.65	r bar = 0.35 *
<i>M. murina</i>	-0.93 (8/nov) b	0.68	r bar = 0.32 ***
<i>N. lasiurus</i>	-0.06 (28/dez) ab	0.85	r bar = 0.15
Tabuleiro e Mata			
<i>D. albiventris</i>	2.96 (22/jun) a	0.83	r bar = 0.16 ***
<i>M. demerarae</i>	-1.79 (19/set) bd	0.63	r bar = 0.36 **
<i>M. murina</i>	-0.94 (7/nov) bc	0.80	r bar = 0.19 ***
<i>G. agilis</i>	-0.22 (19/dez) c	0.71	r bar = 0.28 *
<i>N. lasiurus</i>	0.84 (19/fev) d	0.81	r bar = 0.18

Tabela 1.3. Estatística circular descritiva e sazonalidade da densidade populacional das espécies de pequenos mamíferos capturadas na REBIO Guaribas durante o estudo. A data equivalente a média angular está entre parêntesis. (*) $0,01 < p < 0,05$; (**) $0,001 < p < 0,01$; (***) $p < 0,001$. Letras distintas representam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as médias angulares das espécies em cada transecto (teste de Watson).

	Média angular (rad)	Variância circular (rad)	Teste de Rayleigh
Tabuleiro			
<i>D. albiventris</i>	-2.46 (11/ago) a	0.69	r bar = 0.31
<i>M. murina</i>	-1.18 (24/out) b	0.80	r bar = 0.20
<i>G. agilis</i>	-0.79 (16/nov) a	0.03	r bar = 0.97
<i>N. lasiurus</i>	-0.33 (13/dez) ab	0.79	r bar = 0.21
Mata			
<i>D. albiventris</i>	3.09 (30/jun) a	0.83	r bar = 0.17
<i>M. demerarae</i>	-2.03 (5/set) ab	0.44	r bar = 0.56
<i>M. murina</i>	-0.89 (10/nov) b	0.66	r bar = 0.34 **
<i>N. lasiurus</i>	0.26 (16/jan) a	0.65	r bar = 0.35
Tabuleiro e Mata			
<i>D. albiventris</i>	-2.70 (28/jul) a	0.60	r bar = 0.39 ***
<i>M. demerarae</i>	-1.51 (5/out) abc	0.36	r bar = 0.63 *
<i>M. murina</i>	-1.23 (21/out) b	0.64	r bar = 0.35 ***
<i>G. agilis</i>	0.23 (15/jan) b	0.13	r bar = 0.86
<i>N. lasiurus</i>	1.46 (27/mar) c	0.84	r bar = 0.15

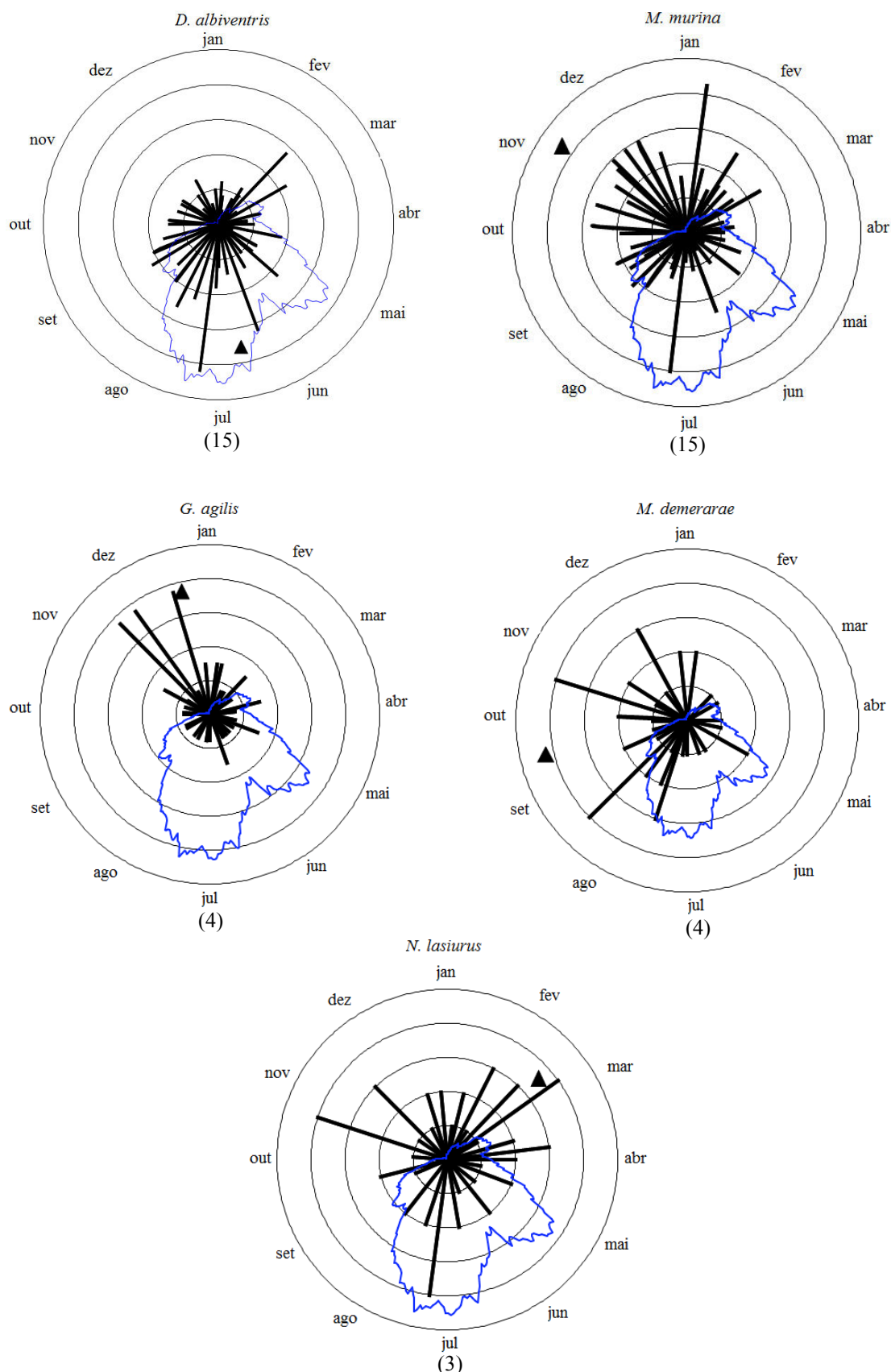


Figura 1.4. Variação sazonal do tamanho populacional das espécies de pequenos mamíferos capturadas na área de estudo. Os gráficos apresentam dados dos dois transectos somados. As barras pretas representam o MNKA e os triângulos representam o vetor resultante do MNKA (direção = média angular; comprimento = ρ , variância angular). A linha azul mostra a precipitação média diária (mm/dia). Os valores de MNKA e precipitação foram ajustados em cada gráfico para poderem ser visualizados. Os números entre parênteses indicam quantas unidades equivalem cada círculo.

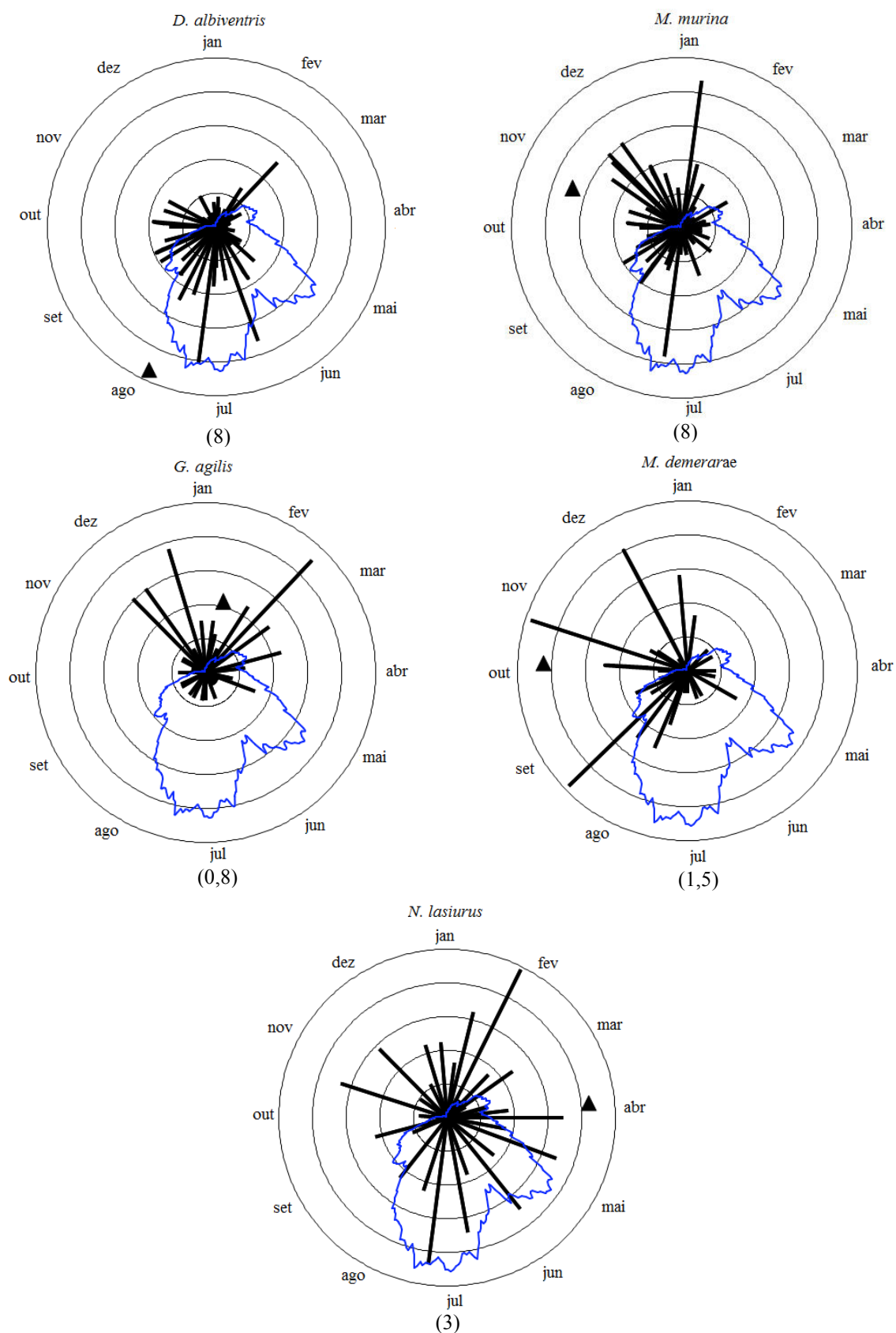


Figura 1.5. Variação sazonal da densidade populacional (MNKA/área de influência do transecto) das espécies de pequenos mamíferos capturadas na área de estudo. Os gráficos apresentam dados dos dois transectos somados. As barras pretas representam a densidade e os triângulos representam o vetor resultante deste parâmetro (direção = média angular; comprimento = ρ , variância angular). A linha azul mostra a precipitação média diária (mm/dia), os valores foram ajustados em cada gráfico para poderem ser visualizados. Os números entre parênteses indicam quantas unidades equivalem cada círculo.

Tabela 1.4. Estatística circular descritiva e sazonalidade da biomassa das espécies de pequenos mamíferos capturadas na REBIO Guaribas durante o estudo. A data equivalente a média angular está entre parêntesis. (*) $0,01 < p < 0,05$; (**) $0,001 < p < 0,01$; (***) $p < 0,001$. Letras distintas representam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as médias angulares das espécies em cada transecto (teste de Watson).

	Média angular (rad)	Variância circular (rad)	Teste de Rayleigh
Tabuleiro			
<i>D. albiventris</i>	-2.14 (29/ago) a	0.73	r bar = 0.27 ***
<i>G. agilis</i>	-0.70 (21/nov) c	0.74	r bar = 0.26 ***
<i>M. murina</i>	-0.34 (12/dez) b	0.78	r bar = 0.22 ***
<i>N. lasiurus</i>	-0.02 (31/dez) d	0.80	r bar = 0.20 ***
Mata			
<i>D. albiventris</i>	-2.34 (18/ago) a	0.87	r bar = 0.13 ***
<i>M. demerarae</i>	-1.69 (25/set) c	0.65	r bar = 0.35 ***
<i>N. lasiurus</i>	-0.64 (25/nov) d	0.85	r bar = 0.15 **
<i>M. murina</i>	-0.55 (30/nov) b	0.69	r bar = 0.31 ***
Tabuleiro e Mata			
<i>D. albiventris</i>	-2.46 (11/ago) a	0.72	r bar = 0.27 ***
<i>M. demerarae</i>	-1.39 (12/out) d	0.58	r bar = 0.41 ***
<i>M. murina</i>	-0.61 (26/nov) b	0.77	r bar = 0.22 ***
<i>G. agilis</i>	0.27 (17/jan) c	0.62	r bar = 0.37 ***
<i>N. lasiurus</i>	1.41 (24/mar) e	0.77	r bar = 0.22 ***

Parâmetros climáticos

O MNKA, a biomassa e a densidade de *D. albiventris* foram positivamente correlacionados com a precipitação de dois e três meses antes (Figura 1.7; Apêndice A). No entanto, responderam mais rapidamente a evapotranspiração. Correlações negativas foram encontradas para os valores atuais das variáveis climáticas entre os lags 7 e 9. Os parâmetros populacionais de *M. murina* tiveram correlações mais fortes com os lags 5 e 7, tanto para precipitação como para a evapotranspiração. Os parâmetros populacionais (exceto biomassa) de *G. agilis* responderam à precipitação com seis meses de atraso. Em relação à ETR, essa espécie respondeu negativamente com um ano de atraso.

As correlações mais fortes entre os parâmetros populacionais de *M. demerarae* e as variáveis climáticas foram negativas e ocorreram nos lags de 8, 9 e 10 meses. Os parâmetros populacionais de *N. lasiurus*, tiveram correlações mais fortes e positivas com um atraso de 7 a 8 meses, exceto para o MNKA e a precipitação atual, cuja resposta ocorreu com 5 meses de atraso.

Análises com os dados do tabuleiro e mata em separado foram feitas com *D. albiventris* e *M. murina*. No geral, os dados da mata foram sempre correlacionados com as variáveis climáticas, enquanto os dados isolados do tabuleiro não apresentaram correlações significativas com a precipitação e a ETR em alguns casos (Apêndice A).

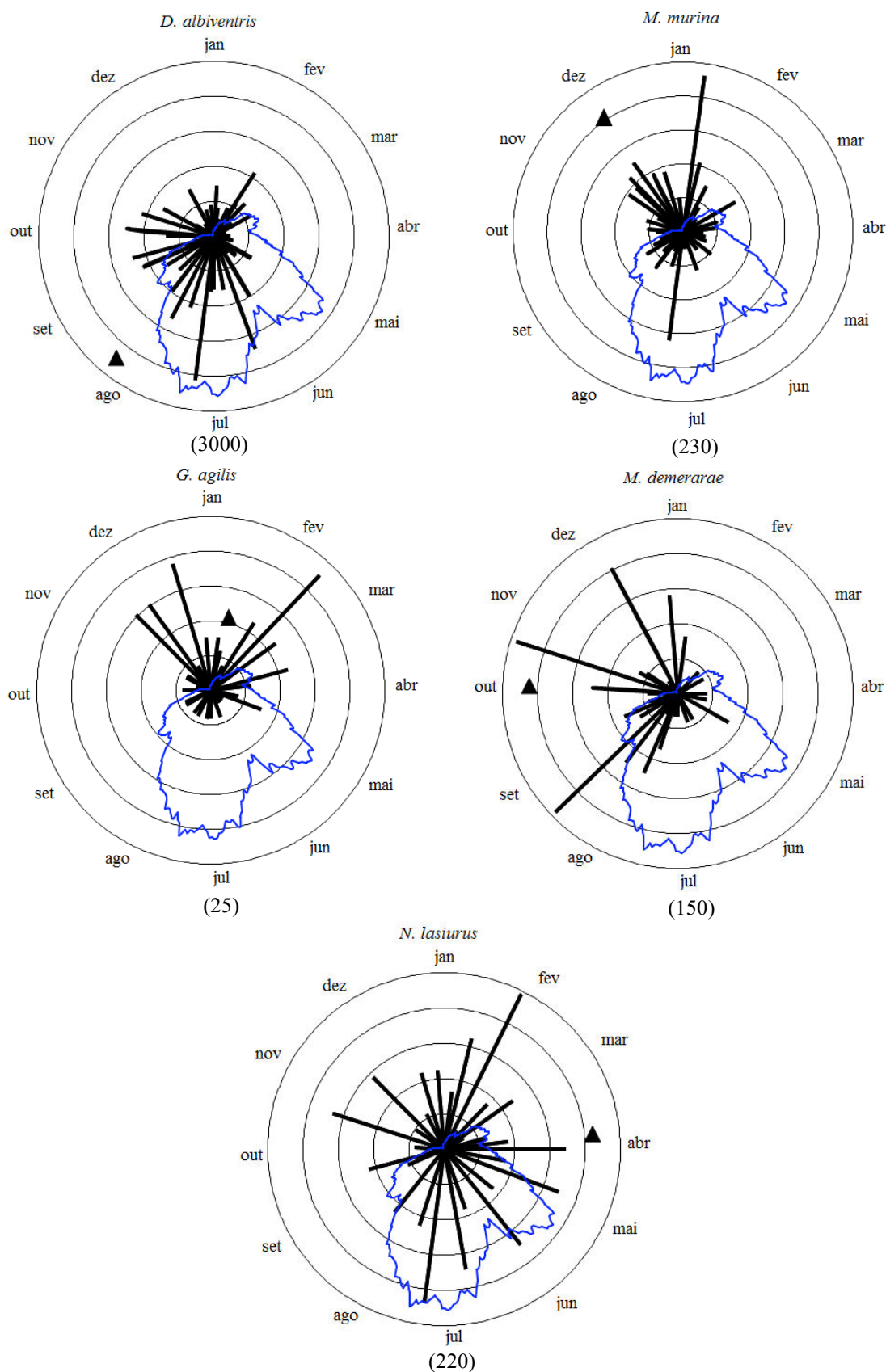


Figura 1.6. Variação sazonal da biomassa (g/ha) das espécies de pequenos mamíferos capturadas na área de estudo. Os gráficos apresentam dados dos dois transectos somados. As barras pretas representam a biomassa e os triângulos representam o vetor resultante deste parâmetro (direção = média angular; comprimento = ρ , variância angular). A linha azul mostra a precipitação média diária (mm/dia), os valores foram ajustados em cada gráfico para poderem ser visualizados. Os números entre parênteses indicam quantas unidades equivalem cada círculo.

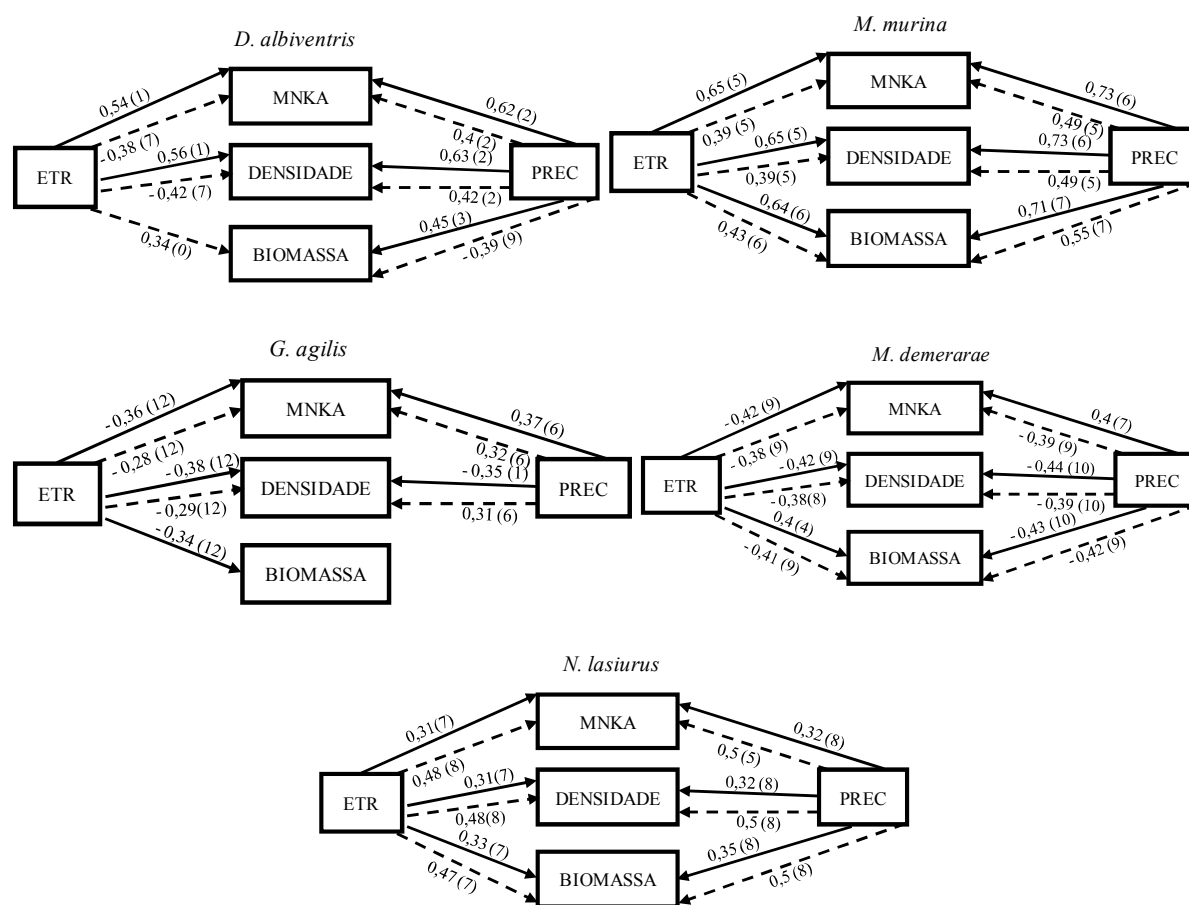


Figura 1.7. Correlação cruzada entre os parâmetros populacionais (no centro) e os parâmetros climáticos (nas laterais) das espécies mais capturadas de pequenos mamíferos na REBIO Guaribas ao longo de cinco anos de estudo. As setas indicam correlação significativa entre as variáveis por elas conectadas. Setas contínuas indicam correlação para valores médios (1999 - 2015) e as setas tracejadas indicam para valores atuais (2011 - 2015) das variáveis climáticas. O valor e o sentido da correlação estão próximos as setas, em parêntesis está o lag (meses) que apresentou maior correlação entre as variáveis. Os dados populacionais são para tabuleiro + mata.

DISCUSSÃO

A riqueza de espécies de pequenos mamíferos encontrada na REBIO Guaribas foi de 14 espécies. Este valor está dentro da variação (sete a 25 espécies) registrada em trabalhos realizados na Mata Atlântica (Bonecker et al., 2009; D'Andrea et al., 1999; D'Andrea et al., 2007; Delciellos et al., 2016; Graipel et al., 2006), no Cerrado (Becker et al., 2007; Bonvicino et al., 2005; Mares e Ernest, 1995) e em ecótonos entre ambientes florestais e áreas abertas (Bezerra et al., 2009; Emmons, 2009; Lacher e Alho, 2001). *Didelphis albiventris* e *Marmosa murina* foram as espécies mais abundantes na área de estudo, tanto no tabuleiro como na mata. Isto já era esperado, pois são espécies de hábitos generalistas e que mantêm populações

elevadas mesmo em uma paisagem fragmentada (Emmons e Feer, 1990). *Micoureus demerarae* foi menos abundante do que as espécies anteriores e foi mais capturado na área de mata. Isto corrobora com o hábito arborícola apresentado por esta espécie (Paglia et al., 2012; Pires e Fernandez, 1999), que tem preferência por vegetações mais densas, apesar de também ocorrer em áreas abertas (Emmons e Feer, 1990). *Gracilinanus agilis* é uma espécie encontrada tanto em florestas como em áreas abertas (Bezerra et al., 2009; Paglia et al., 2012). Neste trabalho, *G. agilis* esteve fortemente associado ao tabuleiro, com apenas uma captura na mata. Como esperado, *Necromys lasiurus* também foi mais abundante na área de tabuleiro. Essa espécie de roedor é fortemente associada com áreas de vegetação aberta como savanas (Bezerra et al., 2009; Emmons, 2009; Lacher e Alho, 2001).

A precipitação e a evapotranspiração são variáveis associadas ao aumento de recursos alimentares para pequenos mamíferos (artrópodes e frutos) (Bergallo e Magnusson, 1999) e da produtividade no ambiente (Fang et al., 2001; Hsu et al., 2012; Raich et al., 1991). As populações de marsupiais da REBIO Guaribas apresentaram um padrão sazonal e correlação positiva com as variáveis climáticas. Isso é comum para esse grupo, mesmo em regiões tropicais onde as variações climáticas ao longo do ano são mais sutis do que em regiões temperadas (Cerqueira, 2005; Ferreira et al., 2016; Maestri e Marinho, 2014; McAllan e Dickman, 1986; O'Connell, 1989). O padrão sazonal apresentado pelo tamanho populacional é reflexo de uma estação reprodutiva sazonal característica dos marsupiais neotropicais (Bonecker et al., 2009; Cáceres, 2000; D'Andrea et al., 2007; Oliveira et al., 2007; Puida e Paglia, 2015; Quental et al., 2001). Essas espécies sincronizam o período reprodutivo de forma que os filhotes enfrentem um período crítico para a sobrevivência e tornem-se independentes (desmame) durante o período de maior disponibilidade de alimento (Bergallo e Magnusson, 1999; Rademaker e Cerqueira, 2006).

Nossos resultados da direção média dos parâmetros populacionais e da correlação cruzada diferiram entre *D. albiventris* e as demais espécies. Os maiores tamanhos populacionais de *M. murina*, *M. demerarae* e *G. agilis* ocorreram durante a estação seca, após o período de população alta de *D. albiventris* que ocorre no final da estação chuvosa. *Didelphis albiventris* esteve correlacionado com os fatores climáticos com dois meses de atraso, enquanto as demais espécies levaram cerca de seis meses ou mais para estarem correlacionadas com o clima. Este padrão difere do observado em outros trabalhos, nos quais as diferentes espécies de marsupiais tiveram reprodução e crescimento populacional simultâneos e associados ao período úmido (Bonecker et al., 2009; D'Andrea et al., 2007; O'Connell, 1989). Essa discrepância pode ser explicada por diferenças no início do período reprodutivo das espécies (O'Connell, 1989), disponibilidades de determinados recursos

alimentares em diferentes épocas do ano (Bergallo e Magnusson, 1999) ou por pressão de predação e competição interespecífica (Fonseca e Robinson, 1990; Moura et al., 2009).

Nossos dados sobre reprodução de *D. albiventris* e *M. murina* apontam que essas espécies estavam reproduzindo durante o mesmo período do ano, do meio da estação seca ao fim da estação chuvosa, enquanto para *N. lasiurus* a reprodução ocorreu o ano todo. Além disso, espécies dos gêneros *Gracilinanus* (Martins et al., 2006) e *Micoureus* (Quental et al., 2001) também possuem uma reprodução associada ao período chuvoso. No entanto, as diferentes defasagens encontradas podem ser explicadas por diferenças entre as espécies na duração do período reprodutivo, no número de eventos reprodutivos e no número de filhotes por prole..

Embora os pequenos mamíferos neotropicais sejam considerados insetívoro-onívoros (Carvalho et al., 2005; Paglia et al., 2012), as espécies podem apresentar preferências em determinados tipos de alimento (Cáceres, 2004; Cáceres e Monteiro, 2001; Casella e Cáceres, 2006). Enquanto o número de artrópodes é rapidamente amplificado em função da precipitação, frutos demoram mais para responder às chuvas e estão mais disponíveis no início da estação seca (Bergallo e Magnusson, 1999; Camargo et al., 2011). Assim, espécies mais dependentes de frutos teriam suas populações aumentadas com maior defasagem em relação à chuva. Dentre as espécies de marsupiais mais capturadas na área de estudo, *D. albiventris* apresenta um hábito semi-arborícola, enquanto as outras espécies são arborícolas (Emmons e Feer, 1990). Portanto, é razoável que essas espécies mais arborícolas consumam mais frutos e respondam à precipitação com maior atraso do que *D. albiventris*.

A presença de *D. albiventris*, uma espécie maior e mais abundante, poderia ter influenciado negativamente as capturas das espécies menores (Fonseca e Robinson, 1990). Espécies do gênero *Didelphis* são potenciais predadoras e competidoras das espécies menores de mamíferos (Moura et al., 2009; Wilson, 1970), regulando negativamente as populações de pequenos mamíferos com os quais coexiste (Moura et al., 2009).

A dinâmica populacional de *N. lasiurus* (roedor) não foi sazonal. Roedores geralmente apresentam reprodução não-sazonal (Becker et al., 2007; Cerqueira, 2005), com indivíduos novos entrando na população ao longo do ano. Assim, as populações de roedores mantêm números mais constantes quando comparadas com as de marsupiais (Santos-Filho et al., 2008). Algumas espécies podem apresentar um padrão intermediário entre sazonalidade e não sazonal, com reprodução ao longo ao ano, porém, com picos estacionais (Andreazzi et al., 2011; O'Connell, 1989). Embora as populações de roedores possam ser influenciadas por fatores sazonais como a precipitação e apresentar padrões mais sazonais (Cerqueira, 2005; Ernest et al., 2000; Shenbrot et al., 2010), fatores como competição intraespecífica (Previtali

et al., 2009; Shenbrot et al., 2010), disponibilidade de alimento (Bergallo e Magnusson, 1999; Cademartori et al., 2004; Ernest et al., 2000; Layme et al., 2004) e Índice de Oscilação Sul (El Niño) (Magnusson et al., 2010) podem ter tanta importância ou mais do que a precipitação para regular as populações. Assim, o efeito conjunto de vários fatores pode ter gerado o padrão não-sazonal observado para *N. lasiurus*.

Embora o tamanho e a densidade populacionais de *N. lasiurus* não tenham sido sazonais, encontramos que a biomassa dessa espécie foi sazonal. Isto sugere que os parâmetros populacionais podem responder diferentemente à sazonalidade e, portanto, é relevante considerar a análise de diferentes parâmetros para observar vários aspectos de uma população.

Marsupiais tiveram uma correlação mais forte com os parâmetros climáticos médios, sugerindo que essas espécies respondem ao padrão mais fixo das variáveis climáticas. A espécie de roedor (*N. lasiurus*), por outro lado, foi mais correlacionada com os valores atuais de precipitação e ETR, indicando que essa espécie é mais oportunista.

A densidade populacional não foi sazonal quando os dados do tabuleiro foram analisados separadamente. Na mata, apenas a densidade de *M. murina* foi sazonal e analisando os dois ambientes em conjunto, a sazonalidade foi mais frequente. Por outro lado, a biomassa foi sazonal para todas as espécies analisadas, independente do transecto. A densidade representa o número de indivíduos em relação a um recurso limitante, geralmente espaço (Williams et al., 2002). A biomassa representa a quantidade de energia incorporada pela população que é transformada na massa dos indivíduos (Odum, 1985). Uma vez que a biomassa reflete a disponibilidade dos recursos alimentares, populações que experimentem variações sazonais desses recursos podem apresentar uma biomassa que varia sazonalmente. Em contrapartida, a densidade pode ser mais afetada por fatores estocásticos do que a biomassa é afetada. O comportamento e os movimentos individuais dos organismos influenciam a densidade populacional e respondem mais a estocasticidade do ambiente (Mendel et al., 2008). Assim, nem sempre a densidade de uma população irá apresentar variação sazonal, mesmo em ambientes sazonais.

Nós encontramos diferenças entre os resultados do tabuleiro e da mata. Em geral, os dados populacionais do tabuleiro revelam um padrão mais oportunista e menos sazonal. Essa diferença pode estar associada à variação na disponibilidade de recursos nesses dois tipos de vegetação. Embora a produtividade primária estimada em áreas florestais e savanas sejam semelhantes (Raich et al., 1991), a produtividade em áreas mais abertas varia mais do que em áreas de floresta e é mais fortemente correlacionada com as variações da precipitação (Fang et al., 2001). Dessa forma, indivíduos no tabuleiro enfrentam um ambiente menos previsível e

mais propenso ao efeito de extremos de precipitação. Nessas condições, fatores como a competição intra e interespecífica podem ser intensificados e ter mais influência sobre a dinâmica populacional das espécies do que apenas a precipitação.

Concluimos que a dinâmica populacional de marsupiais é sazonal enquanto a população de *N. lasiurus* (roedor) segue um padrão não-sazonal. Isso confirma nossa hipótese de que marsupiais e roedores respondem diferentemente à sazonalidade. Os parâmetros populacionais de marsupiais e roedores estão correlacionados com as variáveis climáticas analisadas, como esperado. No entanto, houve diferenças no tempo de resposta ao clima, o que pode estar associado às diferenças na dieta e na disponibilidade de alimentos em diferentes estações do ano e às interações antagonistas entre as espécies. Roedores mostraram um padrão mais oportunista do que marsupiais, sendo mais correlacionados com os valores atuais das variáveis climáticas. Concluimos ainda que, mesmo em um mosaico de vegetações bem intrincado, é possível verificar diferenças na dinâmica populacional das espécies entre os diferentes ambientes. Este trabalho realça a importância de estudos de dinâmica populacional em ambientes heterogêneos influenciados pela sazonalidade e do uso de diferentes parâmetros para um melhor entendimento dessa dinâmica.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Universidade Federal da Paraíba e ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade assim como à CAPES pelo suporte financeiro a CVS. Também agradecemos aos funcionários da Reserva Biológica Guaribas por todo apoio estrutural e pessoal concedidos e ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) pela autorização para realizar este estudo (licença número 46095). Nossos agradecimentos também se estendem aos alunos de graduação, Águeda Lourenço, Altielys Magnago, Larissa Cavalcanti, Suênia Chaves, André Cadête e Thiago Oliveira, que ajudaram no trabalho de campo, sem eles esse estudo não seria possível.

REFERÊNCIAS

- Andreazzi, C., Rademaker, V., Gentile, R., Herrera, H.M., Jansen, A.M., D'Andrea, P.S., 2011. Population ecology of small rodents and marsupials in a semi-deciduous tropical forest of the southeast Pantanal, Brazil. *Zoologia* 28, 762-770.
- Becker, R.G., Paise, G., Baumgarten, L.C., Vieira, E.M., 2007. Small mammals' community structure and density of *Necromys lasiurus* (Rodentia, Sigmodontinae) in open areas of the Cerrado in central Brazil. *Mastozool Neotrop* 14, 157-168.
- Bergallo, H.G., 1994. Ecology of a small mammal community in an atlantic forest area in southeastern Brazil. *Stud Neotrop Fauna Environ* 29, 197-217.
- Bergallo, H.G., Magnusson, W.E., 1999. Effects of climate and food availability on four rodent species in southeastern Brazil. *J Mammal* 80, 472-486.
- Bezerra, A.M., Carmignotto, A.P., Rodrigues, F.H.G., 2009. Small non-volant mammals of an ecotone region between the Cerrado hotspot and the Amazonian Rainforest, with comments on their taxonomy and distribution. *Zoological Stud* 48, 861-874.
- Bonecker, S.T., Portugal, L.G., Costa-Neto, S.F., Gentile, R., 2009. A long term study of small mammal populations in a Brazilian agricultural landscape. *Mamm Biol* 74, 469-479.
- Bonvicino, C.R., Lemos, B., Weksler, M., 2005. Pequenos mamíferos do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (Cerrado do Brasil Central): considerações ecológicas, cariológicas e taxonômicas. *Braz J Biol* 65, 395-406.
- Cáceres, N.C., 2000. Population ecology and reproduction of the white-eared opossum *Didelphis albiventris* (Mammalia, Marsupialia) in an urban environment of Brazil. *Ciênc e Cultura (Sao Paulo)* 52, 171-174.
- Cáceres, N.C., 2004. Diet of three didelphid marsupials (Mammalia, Didelphimorphia) in southern Brazil. *Mamm Biol* 69, 430-433.
- Cáceres, N.C., Monteiro, E.L.A., 2001. Food habits, home range and activity of *Didelphis aurita* (Mammalia, Marsupialia) in a forest fragment of southern Brazil. *Stud Neotrop Fauna Environ* 36, 85-92.

- Cademartori, C.V., Fabián, M.E., Menegheti, J.O., 2004. Variações na abundância de roedores (Rodentia, Sigmodontinae) em duas áreas de floresta ombrófila mista, Rio Grande do Sul, Brasil. *Rev Bras Zool* 6, 147-167.
- Camargo, N.F., Scarponi Cruz, R.M., Ribeiro, J.F., Vieira, E.M., 2011. Frugivory and potential seed dispersal by the marsupial *Gracilinanus agilis* (Didelphidae: Didelphimorphia) in areas of Cerrado in central Brazil. *Acta Bot Bras* 25, 646-656.
- Carvalho, F.M.V., Fernandez, F.A.S., Nessimian, J.L., 2005. Food habits of sympatric opossums coexisting in small Atlantic Forest fragments in Brazil. *Mamm Biol* 70, 366-375.
- Casella, J., Cáceres, N.C., 2006. Diet of four small mammal species from Atlantic forest patches in South Brazil. *Neotrop Biol Conserv* 1, 5-11.
- Cerqueira, R., 2005. Fatores ambientais e a reprodução de marsupiais e roedores no leste do Brasil. *Arq Mus Nac* 63, 29-39.
- Chen, L.J., Wang, G.M., Wan, X.R., Liu, W., 2015. Complex and nonlinear effects of weather and density on the demography of small herbivorous mammals. *Basic Appl Ecol* 16, 172-179.
- CPTEC/INPE, 2016. Balanço hídrico - gráficos/tabela.
- D'Andrea, P.S., Gentile, R., Cerqueira, R., Grelle, C.E.V., Horta, C., Rey, L., 1999. Ecology of small mammals in a Brazilian rural area. *Rev Bras Zool* 16, 611-620.
- D'Andrea, P.S., Gentile, R., Maroja, L.S., Fernandes, F.A., Coura, R., Cerqueira, R., 2007. Small mammal populations of an agroecosystem in the Atlantic Forest domain, southeastern Brazil. *Braz J Biol* 67, 179-186.
- Delciellos, A.C., Vieira, M.V., Grelle, C.E.V., Cobra, P., Cerqueira, R., 2016. Habitat quality versus spatial variables as determinants of small mammal assemblages in Atlantic Forest fragments. *J Mammal* 97, 253-265.
- Emmons, L.H., 2009. Long-Term Variation in Small Mammal Abundance in Forest and Savanna of Bolivian Cerrado. *Biotropica* 41, 493-502.
- Emmons, L.H., Feer, F., 1990. Neotropical rainforest mammals. A field guide. The University of Chicago Press, Chicago.

- Ernest, S.K.M., Brown, J.H., Parmenter, R.R., 2000. Rodents, plants, and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos* 88, 470-482.
- Fang, J., Piao, S., Tang, Z., Peng, C., Ji, W., 2001. Interannual Variability in Net Primary Production and Precipitation. *Science* 293, 1723-1723.
- Feliciano, B.R., Fernandez, F.A.S., De Freitas, D., Figueiredo, M.S.L., 2002. Population dynamics of small rodents in a grassland between fragments of Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Mamm Biol* 67, 304-314.
- Ferreira, M.S., Kajin, M., Vieira, M.V., Zangrandi, P.L., Cerqueira, R., Gentile, R., 2013. Life history of a neotropical marsupial: Evaluating potential contributions of survival and reproduction to population growth rate. *Mamm Biol* 78, 406-411.
- Ferreira, M.S., Vieira, M.V., Cerqueira, R., Dickman, C.R., 2016. Seasonal dynamics with compensatory effects regulate populations of tropical forest marsupials: a 16-year study. *Oecologia* 182, 1095-1106.
- Fonseca, G.A.B., Robinson, J.G., 1990. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. *Biol Conserv* 53, 265-294.
- Geise, L., Pereira, L.G., Astúa, D., Aguiéiras, M., Lessa, L.G., Asfora, P.H., Dourado, F., Esberárd, C.E.L., 2017. Terrestrial mammals of the Jequitinhonha river basin, Brazil: A transition area between Atlantic Forest and Cerrado. *Mastozool Neotrop* 24, 95-119.
- Gentile, R., Texeira, B.R., Bergallo, H.G., 2012. Dinâmica populacional de marsupiais brasileiros, in: Cáceres, N.C. (Ed.), *Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução*. Editora UFMS, Campo Grande, pp. 311-326.
- Graipel, M.E., Cherem, J.J., Monteiro Filho, E.L.A., Glock, L., 2006. Population dynamics of marsupials and rodents in Parque Municipal da Lagoa do Peri, Santa Catarina Island, southern Brazil. *Mastozool Neotrop* 13, 31-49.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25, 1965-1978.
- Hsu, J.S., Powell, J., Adler, P.B., 2012. Sensitivity of mean annual primary production to precipitation. *Glob Change Biol* 18, 2246-2255.

- Krebs, C.J., 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. Ecol Monogr 36, 239-273.
- Kwok, A.B.C., Wardle, G.M., Greenville, A.C., Dickman, C.R., 2016. Long-term patterns of invertebrate abundance and relationships to environmental factors in arid Australia. Austral Ecol 41, 480-491.
- Lacher, T.E., Alho, C.J.R., 2001. Terrestrial small mammal richness and habitat associations in an Amazon Forest-Cerrado contact zone. Biotropica 33, 171-181.
- Law, B.S., Dickman, C.R., 1998. The use of habitat mosaics by terrestrial vertebrate fauna: implications for conservation and management. Biodivers Conserv 7, 323-333.
- Layme, V.M.G., Lima, A.P., Magnusson, W.E., 2004. Effects of fire, food availability and vegetation on the distribution of the rodent *Bolomys lasiurus* in an Amazonian savanna. J Trop Ecol 20, 183-187.
- Leiner, N.O., Silva, W.R., 2007. Seasonal variation in the diet of the Brazilian slender opossum (*Marmosops paulensis*) in a montane Atlantic forest area, southeastern Brazil. J Mammal 88, 158-164.
- Lund, U., Agostinelli, C., 2012. CircStats: Circular Statistics, from "Topics in circular Statistics". 0.2-4 ed.
- Maestri, R., Marinho, J.R., 2014. Singing in the rain. Rainfall and moonlight affect daily activity patterns of rodents in a Neotropical forest. Acta Theriol 59, 427-433.
- Magnusson, W.E., Layme, V.M.G., Lima, A.P., 2010. Complex effects of climate change: population fluctuations in a tropical rodent are associated with the southern oscillation index and regional fire extent, but not directly with local rainfall. Glob Change Biol 16, 2401-2406.
- Mares, M.A., Ernest, K.A., 1995. Population and community ecology of small mammals in a gallery forest of Central Brazil. J Mammal 76, 750-768.
- Martins, E.G., Bonato, V., Queiroz da-Silva, C., Furtado dos Reis, S., 2006. Seasonality in reproduction, age structure and density of the gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia : Didelphidae) in a Brazilian cerrado. J Trop Ecol 22, 461-468.

- McAllan, B.M., Dickman, C.R., 1986. The role of photoperiod in the timing of reproduction in the dasyurid marsupial *Antechinus-stuartii*. *Oecologia* 68, 259-264.
- Mendel, S.M., Vieira, M.V., Cerqueira, R., 2008. Precipitation, litterfall, and the dynamics of density and biomass in the black-eared opossum, *Didelphis aurita*. *J Mammal* 89, 159-167.
- Moura, M.C., Vieira, M.V., Cerqueira, R.U.I., 2009. Occasional intraguild predation structuring small mammal assemblages: the marsupial *Didelphis aurita* in the Atlantic Forest of Brazil. *Austral Ecol* 34, 481-489.
- O'Connell, M.A., 1982. Population biology of North and South American grassland rodents, in: Mares, M.A. (Ed.), *Mamm Biol in South America*. Special Publication Ser (Pymaning Laboratory of Ecology), pp. 167-186.
- O'Connell, M.A., 1989. Population dynamics of neotropical small mammals in seasonal habitats. *J Mammal* 70, 532-548.
- Odum, E.P., 1985. *Ecologia*. Imprinta LTDA, Rio de Janeiro, Brazil.
- Oliveira-Filho, A.T., Carvalho, D.A., 1993. Florística e fisionomia da vegetação no extremo norte do litoral da Paraíba. *Rev Bras Bot* 16, 115-130.
- Oliveira, F.F.R., Nessim, R., Costa, L.P., Leite, Y.L.R., 2007. Small mammal ecology in an urban Atlantic forest fragment in southeastern Brazil. *Lundiana* 8, 27-34.
- Paglia, A.P., Fonseca, G.A.B., Rylands, A.B., Herrmann, G., Aguiar, L.M.S., Chiarello, A.G., Leite, Y.L.R., Costa, L.P., Siciliano, S., Kierulff, M.C.M., Mendes, S.L., Tavares, V.C., Mittermeier, R.A., Patton, J.L., 2012. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil. *Occas Pap Conserv Biol* 6, 1-76.
- Pires, A.D., Fernandez, F.A.D., 1999. Use of space by the marsupial *Micoureus demerarae* in small Atlantic Forest fragments in south-eastern Brazil. *J Trop Ecol* 15, 279-290.
- Previtali, M.A., Lima, M., Meserve, P.L., Kelt, D.A., Gutierrez, J.R., 2009. Population dynamics of two sympatric rodents in a variable environment: rainfall, resource availability, and predation. *Ecology* 90, 1996-2006.
- Puida, D.B.C., Paglia, A.P., 2015. Primary productivity and the demography of *Gracilinanus agilis*, a small semelparous marsupial. *J Mammal* 96, 221-229.

- Quental, T.B., Fernandez, F.A.D., Dias, A.T.C., Rocha, F.S., 2001. Population dynamics of the marsupial *Micoureus demerarae* in small fragments of Atlantic Coastal Forest in Brazil. *J Trop Ecol* 17, 339-352.
- Rademaker, V., Cerqueira, R., 2006. Variation in the latitudinal reproductive patterns of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia : Didelphidae). *Austral Ecol* 31, 337-342.
- Raich, J.W., Rastetter, E.B., Melillo, J.M., Kicklighter, D.W., Steudler, P.A., Peterson, B.J., Grace, A.L., Moore, B., Vorosmarty, C.J., 1991. Potential Net Primary Productivity in South America: Application of a Global Model. *Ecol Appl* 1, 399-429.
- Rocha, C.R., Ribeiro, R., Marinho-Filho, J., 2017. Influence of temporal variation and seasonality on population dynamics of three sympatric rodents. *Mamm Biol* 84, 20-29.
- Santos-Filho, M.d., Silva, D.J.d., Sanaiotti, T.M., 2008. Variação sazonal na riqueza e na abundância de pequenos mamíferos, na estrutura da floresta e na disponibilidade de artrópodes em fragmentos florestais no Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotrop* 8, 115-121.
- Shenbrot, G., Krasnov, B., Burdelov, S., 2010. Long-term study of population dynamics and habitat selection of rodents in the Negev Desert. *J Mammal* 91, 776-786.
- Tanaka, R., 1980. Controversial problems in advanced research on estimating population densities of small rodents. *Res Popul Ecol* 2, 1-67.
- Team, R.C., 2015. R: A language and environment for statistical computing.
- Tribe, C., 1990. Dental age classes in *Marmosa incana* and other didelphoids. *J Mammal* 71, 566-569.
- Troyer, E.M., Devitt, S.E.C., Sunquist, M.E., Goswami, V.R., Oli, M.K., 2014. Density dependence or climatic variation? Factors influencing survival, recruitment, and population growth rate of *Virginia opossums*. *J Mammal* 95, 421-430.
- Tyndale-Biscoe, C.H., Mackenzie, R.B., 1976. Reproduction in *Didelphis marsupialis* and *D. albiventris* in Colombia. *J Mammal* 57, 249-265.
- Vieira, E.M., Marinho-Filho, J., 1998. Pre- and post-fire habitat utilization by rodents of Cerrado from Central Brazil. *Biotropica* 30, 491-496.

- Williams, B.K., Nichols, J.D., Conroy, M.J., 2002. Analysis and management of animal populations: modeling, estimation, and decision making. Academic Press, London.
- Wilson, D., 1970. Opossum predation: *Didelphis* on *Philander*. J Mammal 51, 386-387.

2. O papel de fatores endógenos e exógenos sobre a dinâmica populacional de duas espécies de marsupiais neotropicais

Artigo a ser submetido à revista científica **Mammalian Biology**

SOUZA, CLARICE V.^{1*}; PALMA, ALEXANDRE R. T.¹

¹ Laboratório de Ecologia Terrestre, Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, Cidade Universitária, Castelo Branco, 58051-900, João Pessoa, Paraíba, Brazil

*Autor correspondente: clarice3007@gmail.com

RESUMO

Populações variam ao longo do tempo como consequência das variações nos números de mortes, nascimentos e migrações de indivíduos. Essas flutuações são observadas sazonalmente, mas também ocorrem em escala interanual e são frequentemente associadas a fatores endógenos e climáticos. Para avaliar o efeito desses fatores sobre a sobrevivência, o recrutamento e o crescimento populacional de duas espécies de marsupiais neotropicais, usamos os modelos de Comarck-Jolly-Seber e de Pradel para dados de captura-marcação-recaptura. As coletas ocorreram mensalmente de fev/2012 a set/2016 em um mosaico de savana e mata semidecídua na Mata Atlântica. Após 57 sessões, foram capturados 103 indivíduos de *D. albiventris* e 94 de *M. murina*. A sobrevivência de *D. albiventris* foi afetada negativamente pelo ENSO e todos os parâmetros foram afetados negativamente pela densidade da própria população. A população de *M. murina* teve um efeito positivo sobre o crescimento populacional de *D. albiventris* e negativo sobre o recrutamento. Foi observado pouco efeito dos fatores climáticos sobre a população de *M. murina*. Essa foi mais afetada positivamente pela própria densidade e pela densidade de *D. albiventris*. Os resultados sugerem que há uma forte relação entre as populações estudadas, provavelmente associada à ocorrência de predação intraguilda. Nós concluimos que o *feedback* é um importante mecanismo determinando a dinâmica de populações de marsupiais e que os fatores endógenos e exógenos podem atuar diferentemente dependendo do parâmetro ou da espécie analisados.

Palavras-chave: *D. albiventris*, *M. murina*, predação intraguilda, ENSO, densidade-dependente

INTRODUÇÃO

As populações variam ao longo do tempo como consequência do efeito interativo de fatores endógenos e exógenos. Esses fatores agem sobre o balanço entre mortes, nascimentos e migrações de indivíduos, gerando variações nos números populacionais (Gentile et al., 2012; Radchuk et al., 2016). Fatores endógenos podem atuar através de um mecanismo de retroalimentação (*feedback*) no qual parâmetros populacionais como recrutamento, sobrevivência, reprodução e taxa de crescimento são afetados pela densidade da própria população (Herrando-Pérez et al., 2012). Fatores exógenos, por outro lado, afetam as populações, mas não são afetados pelas mudanças que provocam (Berryman, 1999).

Populações são frequentemente reguladas pelo clima (fator exógeno). As oscilações na precipitação atuam sobre a produtividade e disponibilidade de recursos no ambiente, os quais afetam as populações (Bergallo e Magnusson, 1999; Fang et al., 2001; Mendel et al., 2008). Embora o efeito da precipitação local sobre as flutuações populacionais já foi verificado em vários estudos (Bonecker et al., 2009; Cerqueira, 2005; Quental et al., 2001; Rocha et al., 2017; Troyer et al., 2014), o interesse em fenômenos climáticos de larga escala e seus efeitos sobre as populações é mais recente (Stenseth et al., 2003). O *El Niño* (*El Niño Southern Oscillation*- ENSO) é um fenômeno climático global associado às alterações nos padrões de precipitação anuais em todo o mundo (Cavalcanti et al., 2009) e pode atuar em conjunto com outras oscilações climáticas como a Temperatura da Superfície do Atlântico (TSA) (Andreoli e Kayano, 2006; Andreoli e Kayano, 2007). Vários estudos já identificaram associação entre flutuações populacionais e eventos climáticos de larga escala (Lima et al., 1999; Murúa et al., 2003; Previtali et al., 2009; Sillett et al., 2000).

É de grande importância compreender como fatores endógenos e exógenos afetam as populações. Contudo, são poucos os estudos que buscaram verificar o papel desses fatores na determinação da dinâmica populacional de marsupiais neotropicais (Ferreira et al., 2016a; Lima et al., 2001b). Trabalhos realizados com outros grupos de pequenos mamíferos mostram que as populações muitas vezes são reguladas pela combinação de ambos os fatores (Forchhammer et al., 1998; Lima et al., 2001a; Merritt et al., 2001; Murúa et al., 2003). No entanto, o modo e a intensidade com que eles atuam podem variar, por exemplo, de acordo com a espécie ou com a estação analisadas (Ferreira et al., 2016b; Lima et al., 2002; Merritt et al., 2001).

No Brasil, os marsupiais pertencem à família Didelphidae e representam cerca de 8% (55 espécies) da mastofauna brasileira (Paglia et al., 2012). Eles estão presentes em diversos biomas (Emmons e Feer, 1990; Paglia et al., 2012) e possuem uma dieta baseada em artrópodes, frutos, sementes e pequenos vertebrados (Cáceres, 2004; Camargo et al., 2014;

Carvalho et al., 2005; Lessa e Geise, 2014). A dinâmica populacional desse grupo é marcada pela sazonalidade, com a reprodução e aumentos no tamanho, densidade e biomassa populacionais associados ao período chuvoso (Bergallo, 1994; Cáceres, 2000; O'Connell, 1989; Puida e Paglia, 2015; Quental et al., 2001). Populações de marsupiais também experimentam variações interanuais (Bonecker et al., 2009; Ferreira et al., 2016a; Kajin et al., 2008), as quais podem ser uma resposta às alterações nos padrões de precipitação provocadas por eventos climáticos como ENSO (Emmons, 2009).

Dados coletados em um estudo paralelo realizado na área de estudo (não publicado), mostram que a dinâmica populacional de duas espécies de marsupiais, *D. albiventris* e *M. murina*, segue um padrão sazonal. No entanto, aumentos populacionais de *D. albiventris* ocorreram durante o período chuvoso, enquanto a população de *M. murina* foi mais associada ao período seco. Além disso, parâmetros populacionais dessas espécies como biomassa e tamanho e densidade populacionais foram correlacionados com as variáveis climáticas de precipitação e evapotranspiração.

Nossos objetivos foram verificar como fatores endógenos e exógenos afetam a sobrevivência, o recrutamento e o crescimento populacional de duas espécies de marsupiais, *Didelphis albiventris* e *Marmosa murina*; identificar mecanismos de *feedback* regulando as populações dessas espécies e investigar a influência de fenômenos regionais como o ENSO e TSA sobre a dinâmica populacional desses marsupiais. Nossas hipóteses são que 1) fatores endógenos e exógenos afetam as populações, porém, com intensidades diferentes; 2) as populações são reguladas por um *feedback* negativo e 3) o ENSO e TSA influenciam as populações, principalmente a sobrevivência dos indivíduos.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi realizado na Reserva Biológica Guaribas (REBIO Guaribas) (SEMA II; 06°40'40"S e 41°12'47"O; 3016ha), no município de Mamanguape – Paraíba, Brasil. A área de estudo é caracterizada por um mosaico vegetacional formado por mata secundária semidecídua e áreas de savana (tabuleiro). Os tabuleiros são caracterizados pela presença de árvores e arbustos esparsos ou agrupados em manchas e por uma cobertura graminosa, apresentando uma fisionomia semelhante à do cerrado *sensu stricto* e campos cerrado presentes na região central do Brasil (Oliveira-Filho e Carvalho, 1993). A REBIO Guaribas está situada próxima a área de transição entre Mata Atlântica e Caatinga. Esta região é marcada por um forte gradiente de umidade do litoral para o interior do continente (Hijmans et al., 2005) e, conseqüentemente, por mudanças drásticas na vegetação.

A temperatura local não apresenta grande variação ao longo do ano, mantendo uma temperatura média anual de 25,5°C (Hijmans et al., 2005). A precipitação média anual no local é de 1345 mm/ano (anos 1999 - 2015) (CPTEC/INPE, 2016). A sazonalidade na distribuição da precipitação é marcada e regular. A estação seca (precipitação < 100mm/mês) ocorre de setembro a fevereiro, enquanto a estação chuvosa (> 100mm/mês) ocorre de março a agosto. Além da variação sazonal, também se observa variações na pluviosidade entre os anos. No Nordeste brasileiro, estas variações interanuais são provocadas pela combinação de pelo menos dois fatores: El Niño Oscilação Sul (*El Niño Southern Oscillation* – ENSO) e as condições de Temperatura da Superfície do Atlântico (TSA) (Andreoli e Kayano, 2007). Geralmente, o fenômeno do El Niño está associado aos anos de seca no Nordeste, enquanto o La Niña, aos anos de precipitação elevada (Kane, 1997) (Tabela 2.1). Por outro lado, TSA elevada está associada ao aumento da precipitação enquanto TSA baixa está associada à diminuição das chuvas (Andreoli e Kayano, 2006). Durante o período de estudo (de 2011 a 2016) a precipitação anual variou de 900mm/ano (2015) a 1833mm/ano (2011, ano de La Niña). Esses anos também diferiram em relação à distribuição das chuvas entre os meses (Figura 2.1a). Também foi observada variações nos índices de ENSO e TSA ao longo dos anos (Figura 2.1b).

Tabela 2.1. Variação interanual nas oscilações climáticas do Pacífico (ENSO) e do Atlântico (TSA) e na pluviosidade na REBIO Guaribas (CPTEC/INPE, 2016). O estado da oscilação ENSO refere-se ao 2º semestre do ano anterior, enquanto a fase da oscilação TSA refere-se ao 1º semestre do corrente ano (dados disponíveis no site da *National Oceanic and Atmospheric Administration*). A contribuição de cada estado climático para a pluviosidade regional é apresentada entre parêntesis e segue Andreoli e Kayano (2006).

Ano	Pluviosidade (mm/ano)	Ranking de pluviosidade*	ENSO	TSA	Período chuvoso
2011	1833	2º	La Niña (+)	Quente (+)	Jan-ago
2012	1113	12º	La Niña (+)	Frio (-)	Fev, mai-jul
2013	1579	7º	Neutro (0)	Neutro (0)	Abr-set
2014	1202	11º	El Niño (-)	Neutro (0)	Fev, mar, mai-jul, set
2015	900	15º	El Niño (-)	Quente (+)	Mar, jun-jul, dez
2016	1058	13º	La Niña (+)	Quente (+)	Jan, mar-jun

*Ranking de pluviosidade anual dos anos 1999-2016. Dados do Proclima (CPTEC/INPE, 2016).

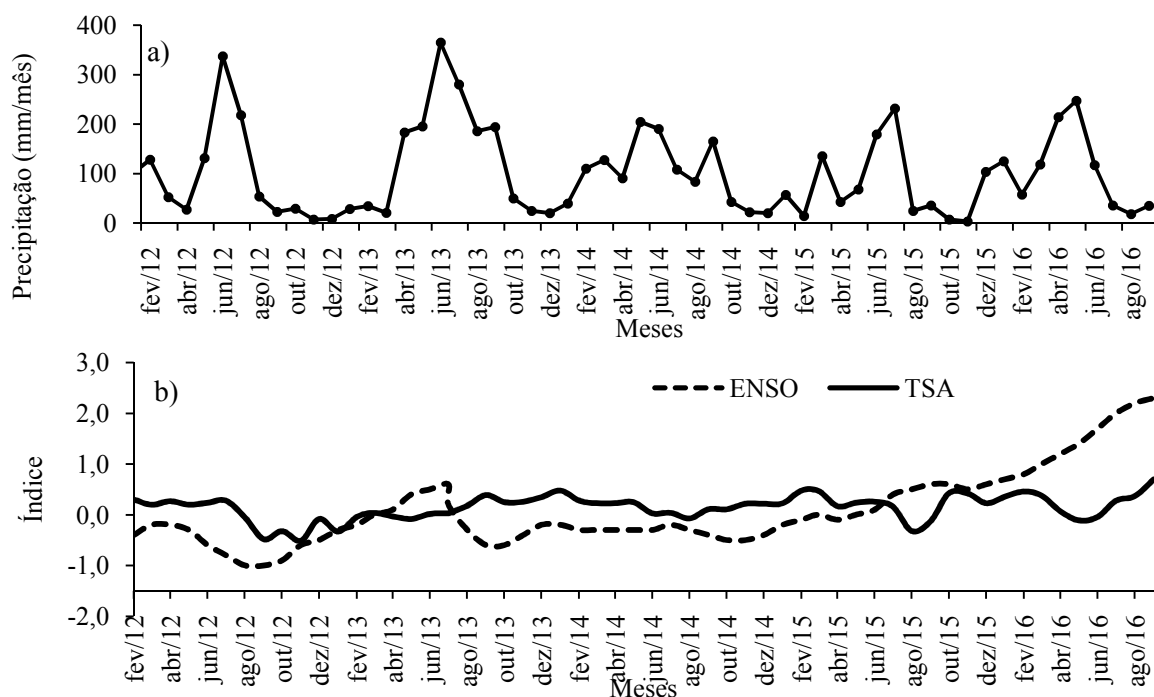


Figura 2.1. Variação temporal a) da precipitação mensal na área de estudo e b) dos índices de ENSO e TSA, ao longo do período do estudo.

Desenho amostral

Para a captura de pequenos mamíferos foram usadas armadilhas Sherman® distribuídas em dois transectos: um localizado em área de mata semidecídua e outro em área de tabuleiro. Em cada um foram dispostas 60 armadilhas distribuídas em 30 pontos fixos, distantes entre si em 10 metros (totalizando 290m por transecto). Um par de armadilhas de tamanhos diferentes (grande: 13 x 12 x 42,5cm e pequena: 8 x 7 x 23cm) foi posto em cada ponto: uma no chão e outra no sub-bosque (entre 1,5m e 2m), alternando-se os tamanhos em cada estrato ao longo do transecto.

O período de amostragem compreendeu cinco noites por mês. As armadilhas foram iscadas com uma mistura de farinha de milho, paçoca, banana e sardinha, além de uma rodela de cenoura. As iscas eram repostas sempre no terceiro dia de amostragem ou quando era verificada a ausência de isca nas armadilhas (consumida por formigas, por exemplo). Indivíduos capturados foram levados ao laboratório da REBIO Guaribas. Lá foram anestesiados e identificados ao nível de espécie. Foi feita a biometria (medidas de comprimento cabeça-corpo, cauda, pé, orelha e o peso), a verificação do sexo e da condição reprodutiva. A idade dos roedores foi estimada por meio do tamanho e coloração da pelagem do indivíduo. Para os marsupiais a idade foi estimada a partir do padrão de erupção e desgaste dos dentes (Tribe, 1990; Tyndale-Biscoe e Mackenzie, 1976). Os animais capturados nas

armadilhas Sherman® foram marcados com furos na orelha. Após esses procedimentos os animais foram liberados em seus respectivos pontos de captura.

Análises estatísticas

Para analisar o efeito de fatores endógenos e exógenos nas populações de duas espécies de marsupiais, *Didelphis albiventris* e *Marmosa murina*, foi utilizada a técnica de seleção de modelos para dados de captura-marcação-recaptura. Essa abordagem torna a análise dos resultados mais abrangente, permitindo avaliar e comparar a importância relativa dos modelos e das variáveis para explicar a variação dos dados coletados. Os modelos de Comark-Jolly-Seber (CJS) (Lebreton et al., 1992) e Pradel (Pradel, 1996) foram usados para estimar a sobrevivência aparente (ϕ), o recrutamento *per capita* (f) e a taxa de crescimento populacional (λ). As análises foram realizadas no programa Mark 5.1 (White, 2014).

Os modelos de Pradel assumem as mesmas premissas dos modelos de Jolly-Seber, do qual derivam (Williams et al., 2002). São elas: 1) todos os indivíduos marcados e não marcados presentes na população durante a amostragem t têm a mesma probabilidade de serem recapturados; 2) todos os indivíduos marcados e não marcados presentes na população logo após a amostragem t têm a mesma probabilidade de sobreviverem até a próxima amostragem $t+1$; 3) as marcações não são perdidas ou registradas erroneamente; 4) períodos de amostragens são curtos suficientes para não haver diferenças nas probabilidades de sobrevivência e capturas entre o início e o final da amostragem; 5) indivíduos recapturados são imediatamente soltos; 6) a emigração da área de amostragem é permanente; 7) o destino de cada indivíduo, em termos de probabilidade de captura e de sobrevivência, é independente do destino dos demais indivíduos.

O recrutamento (f) representa o número de novos indivíduos que entram na população em $t+1$ por indivíduo presente em t e é calculado como $f(t) = B(t)/N(t)$, onde $B(t)$ representa o número de indivíduos na população durante a amostragem $t+1$, mas que não estavam na população durante a amostragem anterior t e $N(t)$ é o número de indivíduos na população em t . A taxa de crescimento populacional é calculada através da equação: $\lambda = f(t) + \phi(t)$, onde ϕ é a probabilidade de sobreviver e retornar à população entre as amostragens t e $t+1$.

Para verificar a influência dos fatores endógenos e exógenos sobre a sobrevivência aparente, taxa de crescimento populacional e o recrutamento das espécies, foi feita uma análise em duas etapas (Hettinga et al., 2012). Primeiro foi usado o modelo de CJS para estabelecer o melhor ajuste para a sobrevivência aparente e para a taxa de recaptura (p). Então, o melhor ajuste para sobrevivência foi incorporado na criação dos modelos de Pradel

para taxa de crescimento populacional e recrutamento *per capita*. O modelo global $\phi(t) p(t)$, no qual a sobrevivência e a taxa de recaptura variam ao longo do tempo, foi o ponto de partida. Foi usado o teste RELEASE 2+3 para testar o *goodness of fit* dos dados para o modelo global. Esse teste verifica se os dados correspondem às exigências das premissas 1 e 2 do modelo Jolly-Seber. A falta de ajuste dos dados ao modelo é medida através do fator de inflação da variância (\hat{c}), o qual é calculado dividindo-se o valor do χ^2 pelo grau de liberdade (resultantes do teste RELEASE). Se $\hat{c} > 1$, então há evidências de algum nível de sobredispersão dos dados e falta de ajuste em relação ao modelo analisado. Os resultados do teste mostraram que não houve violação dessas premissas tanto para os dados de *D. albiventris* ($\chi^2_{77} = 27,1$; $p = 1$; $\hat{c} = 0,35$) como para os dados de *M. murina* ($\chi^2_{71} = 12,5$; $p = 1$; $\hat{c} = 0,17$). Para o ajuste do conjunto de modelos foi mantido o $\hat{c} = 1$, como recomendado quando $\hat{c} < 1$ (Cooch e White, 2014). Após encontrar o melhor ajuste para p , foram criados modelos lineares, nos quais a sobrevivência foi estimada em função dos fatores endógenos e exógenos. Em seguida, o melhor modelo para ϕ e p foi incorporado na construção dos modelos para taxa de crescimento populacional e recrutamento *per capita*.

Como estratégia de seleção de modelos foi usado o Critério de Informação de Akaike (do inglês *Akaike's Information Criterion - AICc*) com ajustes para pequenas amostras. O AIC é uma estimativa da informação perdida no processo de ajustar um modelo aos dados reais. Além disso, esse critério também considera a complexidade do modelo por meio do número de parâmetros (Johnson e Omland, 2004). Para cada modelo são atribuídos um valor de AICc e um peso de AICc (WAICc). O peso representa a probabilidade relativa de um modelo, dentro do conjunto de modelos, ter o melhor ajuste para os dados (Johnson e Omland, 2004). Além disso, a diferença entre os valores de AICc ($\Delta AICc$) indicam o quanto os modelos são diferentes em relação ao melhor modelo (menor AICc). Assim, $\Delta AICc < 2$: modelos tem pesos semelhantes; $2 < \Delta AICc < 7$: já apresentam pesos com diferença considerável; $\Delta AICc > 7$: modelos com peso muito diferentes.

As estimativas dos parâmetros λ e f foram feitas com base na média ponderada das estimativas fornecidas por cada modelo que apresentou algum suporte dos dados ($WAICc > 0$). A ponderação baseia-se nos pesos alcançados por cada modelo. Isso permite que modelos com melhor suporte dos dados contribuam mais para o valor final da estimativa em detrimento dos modelos com peso próximo de zero. Além disso, quando modelos possuem WAICc muito parecidos, é impossível ter certeza qual modelo tem mais suporte dos dados e basear-se nas estimativas de apenas um desses modelos seria no mínimo arbitrário. Por meio da média ponderada, é possível lidar com essa incerteza associada à seleção de modelos.

Para verificar a influência de fatores endógenos e climáticos sobre as populações de *D. albiventris* e *M. murina*, selecionamos algumas variáveis (Tabela 2.2). Para verificar o efeito da competição inter e intra-específica, foi usada a densidade populacional do mês anterior de cada espécie (did-lag1 e mar-lag1) calculada dividindo-se o *Minimum Number Known to be Alive* (MNKA) (Krebs, 1966) pela área da de influência do transecto ($A = 2RL + \pi R^2$), sendo L o comprimento do transecto (290 m) e R a distância média mensal entre recapturas de indivíduos de determinada espécie (Tanaka, 1980). Pequenos mamíferos podem responder aos efeitos do ambiente com algum atraso, o qual é o tempo necessário para que a energia contida no ambiente seja incorporada pela população na forma de biomassa e número de indivíduos (Mendel et al., 2008). Assim, para verificar o efeito do clima local, foram feitas análises de correlação-cruzada entre a precipitação mensal (mm/mês) e o MNKA de cada espécie para encontrar qual atraso da população em relação à precipitação corresponde à melhor correlação. A análise de correlação cruzada foi feito no programa R (Team, 2015). A população de *D. albiventris* foi mais correlacionada com a precipitação de dois meses antes (prec-lag2, $r = 0,31$), enquanto *M. murina* teve maior correlação com a precipitação de cinco meses antes (prec-lag5; $r = 0,5$). Por fim, os índices de ENSO e TSA foram usados para verificar o efeito de fenômenos climáticos regionais sobre a dinâmica populacional. Para o ENSO foi usado o *Oceanic Niño Index* (ONI) e para o TSA o *Tropical Southern Atlantic Index*, ambos disponíveis no site da *National Oceanic & Atmospheric Administration*.

Tabela 2.2. Variáveis usadas nos modelos lineares e que potencialmente afetam as populações de marsupiais.

Variável	Descrição
Prec-lag5	Precipitação mensal (mm/mês) de cinco meses anteriores ao dia da coleta de dados
Prec-lag2	Precipitação mensal (mm/mês) de dois meses anteriores ao dia da coleta de dados
Did-lag1	Densidade populacional de <i>D. albiventris</i> no mês anterior
Mar-lag1	Densidade populacional de <i>M. murina</i> do mês anterior
ENSO	Índice mensal do El Niño
TSA	Índice mensal da Temperatura do Atlântico Sul

RESULTADOS

De fev/12 a set/2016 foram feitas 57 sessões de amostragem mensais e simultâneas nos dois transectos. Foram capturados 103 indivíduos de *D. albiventris* (fêmeas = 41 e machos = 62) e 94 indivíduos de *M. murina* (fêmeas = 30 e machos = 64).

Sobrevivência (ϕ) – Para *D. albiventris*, a taxa de recaptura foi constante, segundo o modelo mais parcimonioso. Os dois melhores modelos para ϕ levaram em consideração o

efeito da densidade populacional (negativo), do ENSO (negativo) e da precipitação (positivo) (Tabela 2.3) e corresponderam a 97% (WAICc) do melhor ajuste dos dados. A sobrevivência variou ao longo do estudo, tendendo a diminuir no último ano (Figura 2.2). Para *M. murina*, o melhor modelo para ϕ e p considerou esses parâmetros constantes ao longo do estudo (Tabela 2.4; Figura 2.3). No entanto, o segundo e terceiro modelos tiveram um bom suporte (WAICc = 0,26) e detectaram um efeito positivo da precipitação e do TSA e efeito negativo do ENSO sobre ϕ (Figura 2.4). A variação na sobrevivência foi semelhante nos primeiros três anos, exceto por um aumento no fim de 2015.

Recrutamento *per capita* (f) – Para *D. albiventris*, f seguiu o mesmo padrão da λ e todas as variáveis estavam representadas nos modelos com menor AICc (Tabela 2.3). Foi observado um efeito negativo das variáveis sobre f (Figura 2.4). O recrutamento seguiu um padrão de dois picos de recrutamento por ano, sendo o primeiro menor do que o segundo (Figura 2.2). Em 2015 o segundo pico foi menor comparado aos outros anos. Para *M. murina*, os modelos com menor AICc (WAICc = 0,58) incluíram todas as variáveis. Foi encontrado um efeito forte e positivo da densidade da população sobre o recrutamento.

Tabela 2.3. Conjunto de modelos candidatos para os parâmetros populacionais de *D. albiventris*. Estão representados os cinco melhores modelos segundo o AICc. P = número de parâmetros; (.) = constante.

Modelos	AICc	Δ AICc	WAICc	P
Sobrevivência aparente				
$\phi(\text{did-lag1} + \text{ENSO}) p(.)$	1936,44	0,00	0,54	4
$\phi(\text{prec-lag2} + \text{ENSO}) p(.)$	1936,82	0,38	0,44	4
$\phi(.) p(.)$	1943,83	7,39	0,01	2
$\phi(\text{ENSO} + \text{TSA}) p(.)$	1946,55	10,11	0,00	4
$\phi(\text{mar-lag1} + \text{ENSO}) p(.)$	1947,79	11,35	0,00	4
Recrutamento <i>per capita</i>				
$f(\text{did-lag1} + \text{mar-lag1} + \text{TSA})$	1477,79	0,00	0,28	8
$f(\text{did-lag1} + \text{mar-lag1} + \text{prec-lag2})$	1477,79	0,00	0,28	8
$f(\text{did-lag1} + \text{mar-lag1} + \text{prec-lag2} + \text{ENSO})$	1479,73	1,94	0,11	9
$f(\text{did-lag1} + \text{prec-lag2} + \text{ENSO})$	1480,14	2,35	0,09	8
$f(\text{did-lag1} + \text{mar-lag1} + \text{prec-lag2} + \text{ENSO} + \text{TSA})$	1480,44	2,64	0,08	10
Taxa de crescimento populacional				
$\lambda(\text{did-lag1} + \text{mar-lag1} + \text{prec-lag2} + \text{ENSO})$	1486,01	0,00	0,18	9
$\lambda(\text{did-lag1} + \text{mar-lag1} + \text{prec-lag2} + \text{ENSO} + \text{TSA})$	1486,16	0,15	0,16	10
$\lambda(\text{did-lag1})$	1486,41	0,40	0,15	6
$\lambda(\text{mar-lag1} + \text{prec-lag2} + \text{TSA})$	1487,35	1,34	0,09	8
$\lambda(\text{did-lag1} + \text{prec-lag2})$	1488,41	2,41	0,05	7

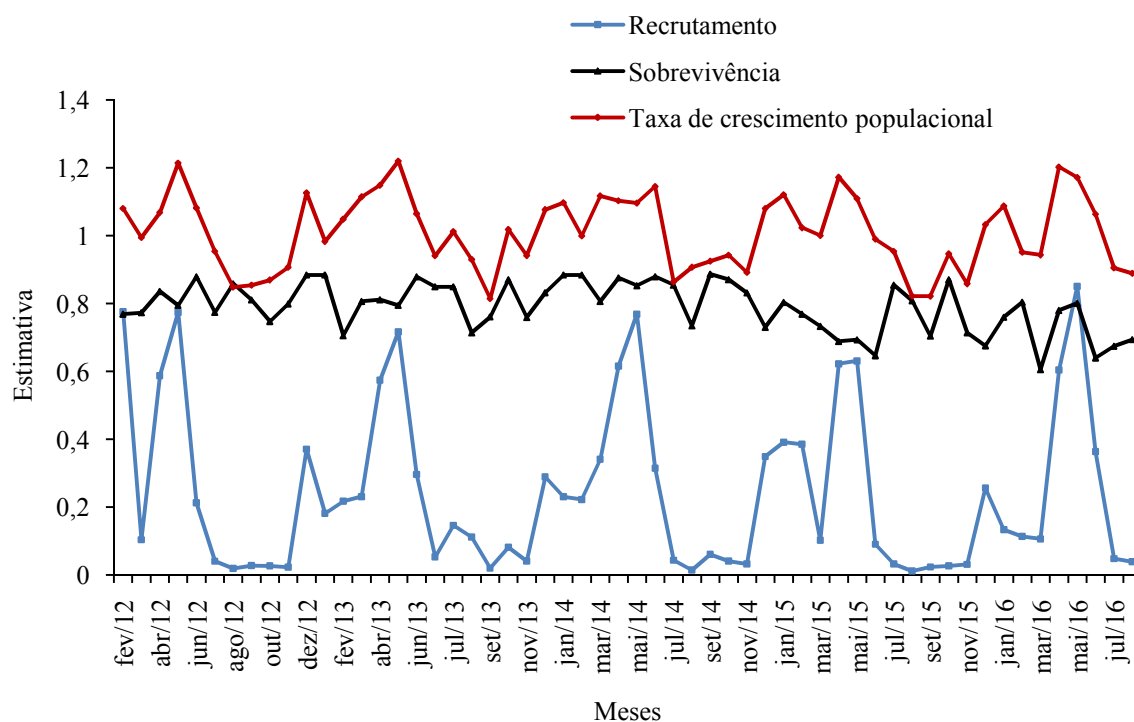


Figura 2.2. Parâmetros populacionais de *D. albiventris*. Os valores foram estimados com base da média ponderada das estimativas dos modelos criados e que obtiveram WAICc $\neq 0$.

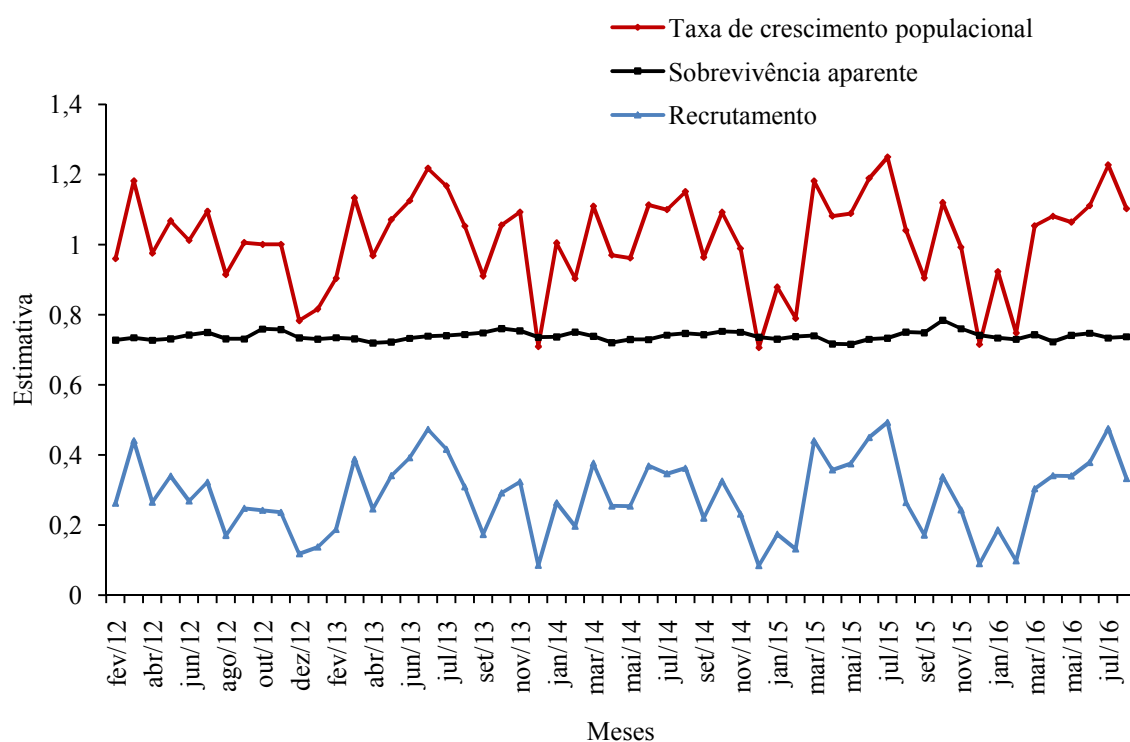


Figura 2.3. Parâmetros populacionais de *M. murina*. Os valores resultam da média ponderada das estimativas dos modelos criados e que obtiveram WAICc $\neq 0$.

Taxa de crescimento populacional (λ) – Os melhores modelos para *D. albiventris* (WAICc = 0,48) juntos incluíram todas as variáveis analisadas (Tabela 2.3), com efeitos negativos da densidade e da precipitação e positivo do ENSO e da densidade de *M. murina*. Para *M. murina* os três melhores modelos (WAICc = 0,58) também incluíram o efeito de todas as variáveis consideradas (Tabela 2.4). No entanto, o efeito negativo da densidade de *M. murina* e o efeito positivo da densidade de *D. albiventris* foram mais fortes.

Tabela 2.4. Conjunto de modelos candidatos para os parâmetros populacionais de *M. murina*. Estão representados os cinco melhores modelos segundo o AICc. P = número de parâmetros; (.) = constante.

Modelos	AICc	Δ AICc	WAICc	P
Sobrevivência aparente				
$\phi(.) p(.)$	584,74	0	0,64	2
$\phi(\text{prec-lag5} + \text{TSA}) p(.)$	587,82	3,08	0,14	4
$\phi(\text{ENSO} + \text{TSA}) p(.)$	587,92	3,18	0,13	4
$\phi(\text{did-lag1} + \text{ENSO}) p(.)$	588,95	4,21	0,08	4
$\phi(\text{mar-lag1} + \text{ENSO}) p(.)$	594,04	9,30	0,01	4
Recrutamento per capita				
$f(\text{did-lag1} + \text{mar-lag1} + \text{TSA})$	1349,34	0	0,20	6
$f(\text{did-lag1} + \text{mar-lag1} + \text{prec-lag5})$	1349,34	0	0,20	6
$f(\text{mar-lag1})$	1349,52	0,18	0,18	4
$f(\text{mar-lag1} + \text{ENSO} + \text{TSA})$	1350,92	1,58	0,09	6
$f(\text{mar-lag1} + \text{prec-lag5})$	1351,06	1,73	0,08	5
Taxa de crescimento populacional				
$\lambda(\text{did-lag1} + \text{mar-lag1} + \text{TSA})$	1344,42	0	0,30	6
$\lambda(\text{did-lag1} + \text{mar-lag1} + \text{prec-lag5})$	1344,42	0	0,30	6
$\lambda(\text{did-lag1} + \text{mar-lag1} + \text{prec-lag5} + \text{ENSO})$	1346,41	1,99	0,11	7
$\lambda(\text{mar-lag5})$	1347,02	2,59	0,08	4
$\lambda(\text{did-lag1} + \text{mar-lag1} + \text{prec-lag5} + \text{ENSO} + \text{TSA})$	1347,65	3,23	0,06	8

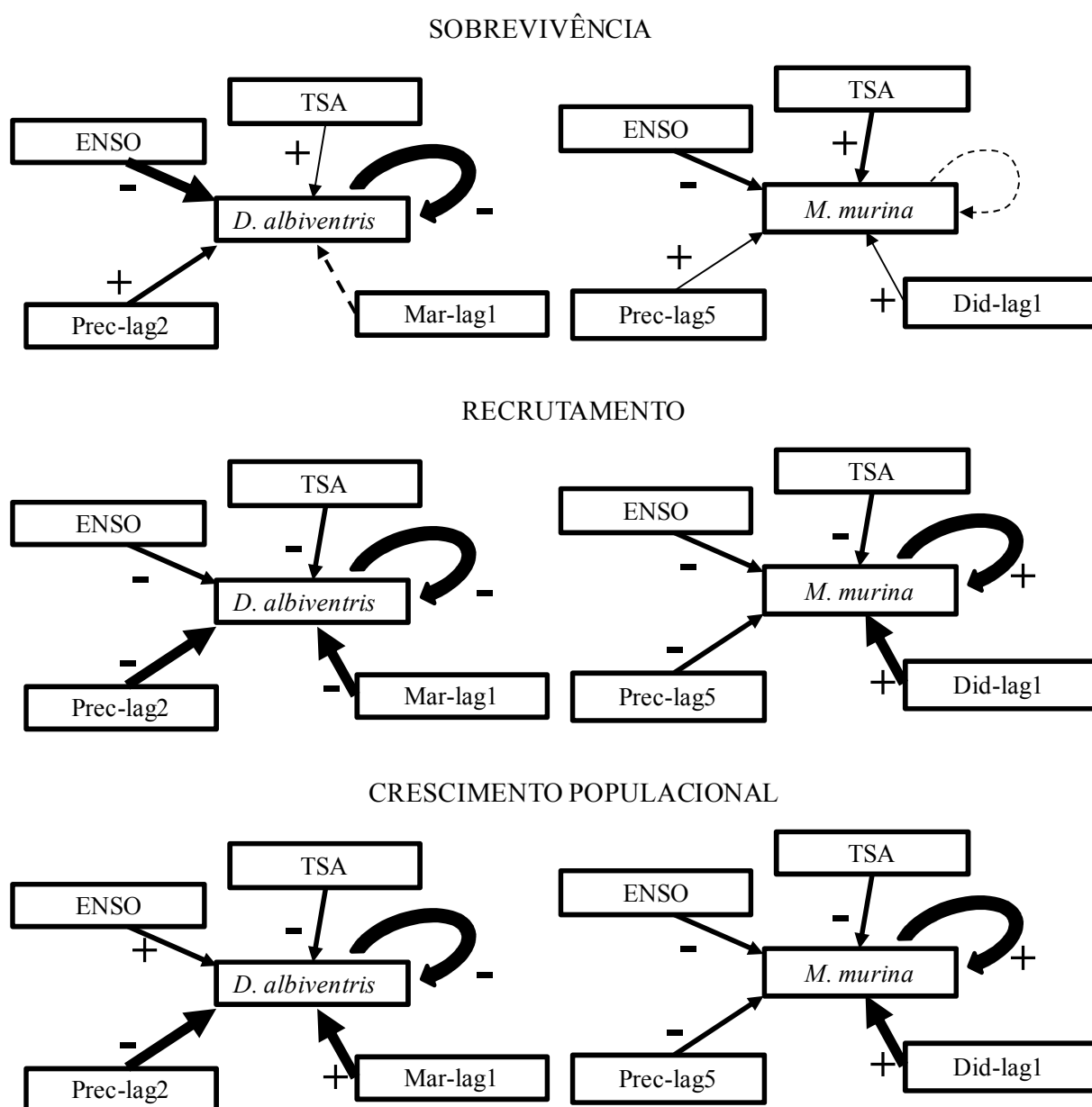


Figura 2.4. Modelos conceituais das interações e efeitos dos fatores que influenciam a dinâmica populacional de *D. albiventris* (esquerda) e *M. murina* (direita). As setas contínuas indicam fatores que atuam sobre as populações, baseado no $\Delta AICc$. As setas tracejadas indicam fatores que foram testados, mas que não afetaram as espécies ($\Delta AICc > 7$). A espessura das setas indica a intensidade do efeito que a variável tem sobre o parâmetro populacional. A intensidade foi dada pela WAICc acumulado dos modelos ($\Delta AICc > 7$) em que a variável estava presente.

DISCUSSÃO

Nossos resultados indicam uma combinação de fatores endógenos e exógenos na determinação da dinâmica populacional de marsupiais, embora as contribuições de cada fator tenham variado em relação à espécie e ao parâmetro populacional analisados (Lima e Jaksic, 1998). Para *D. albiventris* fatores externos, como ENSO e precipitação, tiveram papel tão forte quanto a densidade populacional. Por outro lado, a dinâmica da população de *M. murina* foi mais influenciada por fatores endógenos.

Nós encontramos um forte mecanismo de realimentação negativa (*feedback* negativo) atuando sobre a população de *D. albiventris*. Esse marsupial generalista foi a espécie mais abundante na área de estudo e esse gênero é comumente encontrado em altas densidades, principalmente em locais com fauna depauperada (Fonseca e Robinson, 1990). Não foi encontrada influência negativa da população de *M. murina*, potencial competidora, sobre a sobrevivência e a taxa de crescimento populacional de *D. albiventris*. Isso sugere que o efeito negativo da densidade populacional foi impulsionado por uma forte competição intra-específica (Ferreira et al., 2016b).

Nossos resultados apontam que a população de *M. murina* teve efeitos diferentes para o crescimento populacional e o recrutamento de *D. albiventris*, sendo um efeito positivo sobre o primeiro e negativo sobre o segundo. *Didelphis albiventris* é a maior espécie dentro da comunidade de pequenos mamíferos (marsupiais e pequenos roedores) da área de estudo e pode ser descrito como um predador intraguilda (Moura et al., 2009; Polis e Holt, 1992), ou seja, compete pelas mesmas fontes de alimento (Cáceres, 2004; Carvalho et al., 2005; Casella e Cáceres, 2006; Paglia et al., 2012) e é um potencial predador das espécies de mamíferos menores que ele (Wilson, 1970). Assim, o efeito positivo da população de *M. murina* sobre o crescimento populacional de *D. albiventris* pode estar relacionado com a disponibilidade de presas.

Por outro lado, o forte efeito negativo de *M. murina* sobre o recrutamento de *D. albiventris* sugere que a competição interespecífica é importante para determinar a dinâmica de *D. albiventris*. O recrutamento *per capita* pode ser entendido como o número de novos indivíduos por indivíduos vivos na ocasião t que entram para a população entre t e $t+1$ (Cooch e White, 2014). Embora *M. murina* possa não ser uma competidora forte para indivíduos adultos de *D. albiventris* (maior e potencial predador), ela pode ser para jovens *Didelphis* (Polis e Holt, 1992). Dessa forma, o recrutamento não só foi negativamente afetado pela densidade populacional de *D. albiventris* (competição intra-específica), como também foi prejudicado pela competição interespecífica com adultos de *M. murina*.

Encontramos evidências de fatores climáticos, principalmente o ENSO e a precipitação (com atraso) atuando sobre as populações, embora com menos intensidade para *M. murina*. Esses fatores agem indiretamente sobre as populações através da precipitação, a qual influencia a produtividade e a disponibilidade de alimento no ambiente, principalmente artrópodes, comuns na dieta de marsupiais (Bergallo e Magnusson, 1999; Fang et al., 2001). O *El Niño Southern Oscillation* é um fenômeno de larga escala capaz de alterar os padrões da precipitação locais. Na região onde o estudo foi conduzido, anos associados ao *El Niño* são marcados por menor precipitação (Andreoli e Kayano, 2006). Esse fenômeno foi registrado para os anos de 2014 e 2015, para os quais a precipitação anual estava entre as menores registradas dos últimos 17 anos (Tabela 2). Nossas estimativas para a sobrevivência de *D. albiventris* mostraram uma tendência para diminuir nos últimos anos de coleta. Assim, a influência do ENSO sobre a precipitação anual local, afetando a disponibilidade de recursos, alterou negativamente a sobrevivência dos indivíduos.

Nossos resultados apontam uma fraca influência dos fatores climáticos sobre a dinâmica populacional de *M. murina*. Por outro lado, a dinâmica populacional dessa espécie parece ser fortemente regulada por um mecanismo de *feedback* positivo, no qual o crescimento populacional e o recrutamento de *M. murina* foram positivamente influenciados pela densidade da população. Além disso, a densidade populacional de *D. albiventris* também afetou esses parâmetros de forma positiva. Isso sugere que a dinâmica populacional de *M. murina* é determinada principalmente por interações inter e intra-específicas, em detrimento de fatores ambientais.

Feedback positivo em populações de pequenos mamíferos já foram registradas (Julliard et al., 1999; Lima et al., 2001a). Nesses estudos, o efeito positivo da densidade sobre a taxa de sobrevivência foi atribuído a um efeito de saturação da predação em altas densidades da presa. Em altas densidades pode ocorrer o aumento da probabilidade de encontros entre indivíduos de sexos diferentes, aumentando a taxa reprodutiva e, consequentemente, a taxa de crescimento e recrutamento da população. Nós não testamos essas hipóteses. Porém, elas parecem prováveis uma vez que os fatores intrínsecos à população tiveram mais importância na dinâmica populacional do que fatores climáticos.

Relatos de efeitos positivos do predador sobre a população da presa, mesmo em um sistema de predação intraguilda, e entre competidores interespecíficos não são comuns (Abrams, 1992; Polis e Holt, 1992). Contudo, diferentes mecanismos que permitem esse tipo de relação já foram descritos. Abrams (1992) verificou que o efeito positivo da população do predador sobre a da presa poderia surgir quando: 1) o predador também consome espécies competidoras da presa, 2) a interação entre a presa em questão e sua presa é descrita por uma

curva côncava e 3) o predador influencia o comportamento de forrageio da presa (Peacor, 2002; Peacor e Werner, 2000). Entre potenciais espécies competidoras, Forsman et al. (2002) encontrou um efeito positivo no *fitness* de uma das espécies, o que foi atribuído a benefícios sociais e reprodutivos da presença do competidor. Embora nossos dados não permitam testar tais hipóteses, é plausível que os mecanismos 1) e 3) estejam ocorrendo. *Didelphis albiventris* também é um potencial predador de outros pequenos mamíferos com os quais *M. murina* compete. Além disso, diferenças entre os padrões de atividade dessas espécies (dados não publicados) podem indicar uma alteração no comportamento de forrageio na presença de um predador-competidor maior.

Nossos resultados corroboraram parcialmente com nossas hipóteses. As populações foram afetadas tanto por fatores endógenos como por fatores exógenos, no entanto, a intensidade de cada um sobre as espécies variou. Enquanto *D. albiventris* foi influenciado tanto por fatores endógenos quanto por fatores exógenos, a população de *M. murina* foi pouco afetada por fatores climáticos. A população de *D. albiventris* foi fortemente regulada por um mecanismo de *feedback* negativo, o que sugere um forte efeito da competição intra-específica. Diferente do que esperávamos, *M. murina* foi regulada por um *feedback* positivo, acrescido de efeitos de interações interespecíficas. Nossos resultados indicaram uma forte relação entre as populações de *D. albiventris* e *M. murina*. As evidências são o forte efeito negativo de *M. murina* sobre o recrutamento (competição) e o forte efeito positivo sobre o crescimento populacional (predação) de *D. albiventris*. Essa espécie, por sua vez, teve um forte efeito positivo sobre a população de *M. murina*. O ENSO apresentou um forte efeito negativo sobre a sobrevivência da população de *D. albiventris*, enquanto a variação na TSA teve pouca influência sobre as populações. Nosso trabalho representa uma importante contribuição para os estudos de dinâmica populacional de longa duração, evidenciando o papel relativo de diversos fatores na regulação das populações de marsupiais neotropicais.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Universidade Federal da Paraíba e ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade assim como à CAPES pelo suporte financeiro a CVS. Também agradecemos aos funcionários da Reserva Biológica Guaribas por todo apoio estrutural e pessoal concedidos e ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) pela autorização para realizar este estudo (licença número 46095). Nossos agradecimentos também se estendem aos alunos de graduação, Águeda Lourenço, Altielys Magnago, Larissa Cavalcanti, Suênia Chaves, André Cadête e Thiago Oliveira, que ajudaram no trabalho de campo, sem eles esse estudo não seria possível.

REFERÊNCIAS

- Abrams, P.A., 1992. Why don't predators populations have positive effects on prey? *Evolutionary Ecology* 6, 449-457.
- Andreoli, R.V., Kayano, M.T., 2006. Tropical Pacific and South Atlantic effects on rainfall variability over Northeastern Brazil. *Int J Climatol* 26, 1895-1912.
- Andreoli, R.V., Kayano, M.T., 2007. A importância relativa do atlântico tropical sul e pacífico leste na variabilidade de precipitação do Nordeste do Brasil. *Rev Bras Meteorol* 22, 63-74.
- Bergallo, H.G., 1994. Ecology of a small mammal community in an atlantic forest area in southeastern Brazil. *Stud Neotrop Fauna Environ* 29, 197-217.
- Bergallo, H.G., Magnusson, W.E., 1999. Effects of climate and food availability on four rodent species in southeastern Brazil. *J Mammal* 80, 472-486.
- Berryman, A.A., 1999. Principles of population dynamics and their application. Taylor & Francis, New York.
- Bonecker, S.T., Portugal, L.G., Costa-Neto, S.F., Gentile, R., 2009. A long term study of small mammal populations in a Brazilian agricultural landscape. *Mamm Biol* 74, 469-479.
- Cáceres, N.C., 2000. Population ecology and reproduction of the white-eared opossum *Didelphis albiventris* (Mammalia, Marsupialia) in an urban environment of Brazil. *Ciênc e Cultura (Sao Paulo)* 52, 171-174.
- Cáceres, N.C., 2004. Diet of three didelphid marsupials (Mammalia, Didelphimorphia) in southern Brazil. *Mamm Biol* 69, 430-433.
- Camargo, N.F., Ribeiro, J.F., Camargo, A.J.A., Vieira, E.M., 2014. Diet of the gracile mouse opossum *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a neotropical savanna: intraspecific variation and resource selection. *Acta Theriol* 59, 183-191.
- Carvalho, F.M.V., Fernandez, F.A.S., Nessimian, J.L., 2005. Food habits of sympatric opossums coexisting in small Atlantic Forest fragments in Brazil. *Mamm Biol* 70, 366-375.

- Casella, J., Cáceres, N.C., 2006. Diet of four small mammal species from Atlantic forest patches in South Brazil. *Neotrop Biol Conserv* 1, 5-11.
- Cavalcanti, I.F.A., Ferreira, N.J., Silva, M.G.A.J., Dias, M.A.F.S., 2009. Tempo e clima no Brasil. Oficina de textos, São Paulo.
- Cerqueira, R., 2005. Fatores ambientais e a reprodução de marsupiais e roedores no leste do Brasil. *Arq Mus Nac* 63, 29-39.
- Cooch, E.G., White, G.C., 2014. Program MARK. A gentle introduction, 13 ed.
- CPTEC/INPE, 2016. Balanço hídrico - gráficos/tabela.
- Emmons, L.H., 2009. Long-Term Variation in Small Mammal Abundance in Forest and Savanna of Bolivian Cerrado. *Biotropica* 41, 493-502.
- Emmons, L.H., Feer, F., 1990. Neotropical rainforest mammals. A field guide. The University of Chicago Press, Chicago.
- Fang, J., Piao, S., Tang, Z., Peng, C., Ji, W., 2001. Interannual Variability in Net Primary Production and Precipitation. *Science* 293, 1723-1723.
- Ferreira, M.S., Kajin, M., Cerqueira, R., Vieira, M.V., 2016a. Marsupial population dynamics in a tropical rainforest: intraspecific competition and nonlinear effect of rainfall. *J Mammal* 97, 121-127.
- Ferreira, M.S., Vieira, M.V., Cerqueira, R., Dickman, C.R., 2016b. Seasonal dynamics with compensatory effects regulate populations of tropical forest marsupials: a 16-year study. *Oecologia* 182, 1095-1106.
- Fonseca, G.A.B., Robinson, J.G., 1990. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. *Biol Conserv* 53, 265-294.
- Forchhammer, M.C., Stenseth, N.C., Post, E., Landvatn, R., 1998. Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation. *Proc R Soc Lond . Series B Biol Sci* 265, 341-350.
- Forsman, J.T., Seppänen, J.T., Mönkkönen, M., 2002. Positive fitness consequences of interspecific interaction with a potential competitor. *Proc R Soc B Biol Sci* 269, 1619-1623.

- Gentile, R., Texeira, B.R., Bergallo, H.G., 2012. Dinâmica populacional de marsupiais brasileiros, in: Cáceres, N.C. (Ed.), Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução. Editora UFMS, Campo Grande, pp. 311-326.
- Herrando-Pérez, S., Delean, S., Brook, B.W., Bradshaw, C.J.A., 2012. Density dependence: an ecological Tower of Babel. *Oecologia* 170, 585-603.
- Hettinga, P.N., Arnason, A.N., Manseau, M., Cross, D., Whaley, K., Wilson, P.J., 2012. Estimating Size and Trend of the North Interlake Woodland Caribou Population Using Fecal-DNA and Capture–Recapture Models. *J Wildl Management* 76, 1153-1164.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25, 1965-1978.
- Johnson, J.B., Omland, K.S., 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 19, 101-108.
- Julliard, R., Leirs, H., Stenseth, N.C., Yoccoz, N.G., Prévot-Julliard, A.-C., Verhagen, R., Verheyen, W., 1999. Survival-variation within and between functional categories of the African multimammate rat. *J Anim Ecol* 68, 550-561.
- Kajin, M., Cerqueira, R., Vieira, M.V., Gentile, R., 2008. Nine-year demography of the black-eared opossum *Didelphis aurita* (Didelphimorphia : Didelphidae) using life tables. *Rev Bras Zool* 25, 206-213.
- Kane, R.P., 1997. Prediction of droughts in north-east Brazil: Role of ENSO and use of periodicities. *Int J Climatol* 17, 655-665.
- Krebs, C.J., 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecol Monogr* 36, 239-273.
- Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J., Anderson, D.R., 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals - a unified approach with case-studies. *Ecol Monogr* 62, 67-118.
- Lessa, L.G., Geise, L., 2014. Food habits of *Metachirus nudicaudatus* (Didelphimorphia, Didelphidae) in a Brazilian Cerrado: diet composition and dietary seasonality. *Stud Neotrop Fauna Environ* 49, 75-78.

- Lima, M., Jaksic, F.M., 1998. Population variability among three small mammal species in the semiarid Neotropics: The role of density-dependent and density-independent factors. *Ecography* 21, 175-180.
- Lima, M., Julliard, R., Stenseth, N.C.H.R., Jaksic, F.M., 2001a. Demographic dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climatic factors. *J Anim Ecol* 70, 761-775.
- Lima, M., Marquet, P.A., Jaksic, F.M., 1999. El Niño events, precipitation patterns, and rodent outbreaks are statistically associated in semiarid Chile. *Ecography* 22, 213-218.
- Lima, M., Stenseth, N.C., Jaksic, F.M., 2002. Population dynamics of a South American rodent: seasonal structure interacting with climate, density dependence and predator effects. *Proc R Soc B Biol Sci* 269, 2579-2586.
- Lima, M., Stenseth, N.C., Yoccoz, N.G., Jaksic, F.M., 2001b. Demography and population dynamics of the mouse opossum (*Thylamys elegans*) in semi-arid Chile: seasonality, feedback structure and climate. *Proc R Soc B Biol Sci* 268, 2053-2064.
- Mendel, S.M., Vieira, M.V., Cerqueira, R., 2008. Precipitation, litterfall, and the dynamics of density and biomass in the black-eared opossum, *Didelphis aurita*. *J Mammal* 89, 159-167.
- Merritt, J.F., Lima, M., Bozinovic, F., 2001. Seasonal regulation in fluctuating small mammal populations: feedback structure and climate. *Oikos* 94, 505-514.
- Moura, M.C., Vieira, M.V., Cerqueira, R., 2009. Occasional intraguild predation structuring small mammal assemblages: the marsupial *Didelphis aurita* in the Atlantic Forest of Brazil. *Austral Ecol* 34, 481-489.
- Murúa, R., González, L.A., Lima, M., 2003. Second-order feedback and climatic effects determine the dynamics of a small rodent population in a temperate forest of South America. *Popul Ecol* 45, 19-24.
- O'Connell, M.A., 1989. Population dynamics of neotropical small mammals in seasonal habitats. *J Mammal* 70, 532-548.
- Oliveira-Filho, A.T., Carvalho, D.A., 1993. Florística e fisionomia da vegetação no extremo norte do litoral da Paraíba. *Rev Bras Bot* 16, 115-130.

- Paglia, A.P., Fonseca, G.A.B., Rylands, A.B., Herrmann, G., Aguiar, L.M.S., Chiarello, A.G., Leite, Y.L.R., Costa, L.P., Siciliano, S., Kierulff, M.C.M., Mendes, S.L., Tavares, V.C., Mittermeier, R.A., Patton, J.L., 2012. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil. *Occas Pap Conserv Biol* 6, 1-76.
- Peacor, S.D., 2002. Positive effect of predators on prey growth rate through induced modifications of prey behaviour. *Ecol Lett* 5, 77-85.
- Peacor, S.D., Werner, E.E., 2000. Predator effects on an assemblage of consumers through induced changes in consumer foraging behavior. *Ecology* 81, 1998-2010.
- Polis, G.A., Holt, R.D., 1992. Intraguild predation: The dynamics of complex trophic interactions. *Trends Ecol Evol* 7, 151-154.
- Pradel, R., 1996. Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics* 52, 703-709.
- Previtali, M.A., Lima, M., Meserve, P.L., Kelt, D.A., Gutierrez, J.R., 2009. Population dynamics of two sympatric rodents in a variable environment: rainfall, resource availability, and predation. *Ecology* 90, 1996-2006.
- Puida, D.B.C., Paglia, A.P., 2015. Primary productivity and the demography of *Gracilinanus agilis*, a small semelparous marsupial. *J Mammal* 96, 221-229.
- Quental, T.B., Fernandez, F.A.D., Dias, A.T.C., Rocha, F.S., 2001. Population dynamics of the marsupial *Micoureus demerarae* in small fragments of Atlantic Coastal Forest in Brazil. *J Trop Ecol* 17, 339-352.
- Radchuk, V., Ims, R.A., Andreassen, H.P., 2016. From individuals to population cycles: the role of extrinsic and intrinsic factors in rodent populations. *Ecology* 97, 720-732.
- Rocha, C.R., Ribeiro, R., Marinho-Filho, J., 2017. Influence of temporal variation and seasonality on population dynamics of three sympatric rodents. *Mamm Biol* 84, 20-29.
- Sillett, T.S., Holmes, R.T., Sherry, T.W., 2000. Impacts of a Global Climate Cycle on Population Dynamics of a Migratory Songbird. *Science* 288, 2040-2042.
- Stenseth, N.C., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K.S., Yoccoz, N.G., Adlandsvik, B., 2003. Studying climate effects on ecology through the use of

- climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Nino Southern Oscillation and beyond. *Proc R Soc B Biol Sci* 270, 2087-2096.
- Tanaka, R., 1980. Controversial problems in advanced research on estimating population densities of small rodents. *Res Popul Ecol* 2, 1-67.
- Team, R.C., 2015. R: A language and environment for statistical computing.
- Tribe, C., 1990. Dental age classes in *Marmosa incana* and other didelphoids. *J Mammal* 71, 566-569.
- Troyer, E.M., Devitt, S.E.C., Sunquist, M.E., Goswami, V.R., Oli, M.K., 2014. Density dependence or climatic variation? Factors influencing survival, recruitment, and population growth rate of *Virginia opossums*. *J Mammal* 95, 421-430.
- Tyndale-Biscoe, C.H., Mackenzie, R.B., 1976. Reproduction in *Didelphis marsupialis* and *D. albiventris* in Colombia. *J Mammal* 57, 249-265.
- White, G.C., 2014. Program Mark, 5.1 ed, Colorado.
- Williams, B.K., Nichols, J.D., Conroy, M.J., 2002. Analysis and management of animal populations: modeling, estimation, and decision making. Academic Press, London.
- Wilson, D., 1970. Opossum predation: *Didelphis* on *Philander*. *J Mammal* 51, 386-387.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As populações de pequenos mamíferos variaram sazonalmente e entre os anos do estudo. A sazonalidade foi bem marcada para as espécies de marsupiais enquanto para a espécie de roedor o padrão sazonal não foi tão claro, confirmando nossa hipótese de diferenças entre marsupiais e roedores em relação às variações intra-anuais. As espécies estudadas responderam as variáveis climáticas de precipitação e evapotranspiração com atraso. No entanto, o tempo de resposta das espécies variou, provavelmente, como consequência de diferenças na dieta e na reprodução (duração da gravidez, lactação, início da idade reprodutiva) e da presença de interações antagônicas entre as espécies. Outra fonte de variação na dinâmica populacional confirmada foi o ambiente estudado. Tabuleiro e mata mostraram não só algumas diferenças em relação à composição de espécies, como também na mata a sazonalidade foi mais forte do que no tabuleiro.

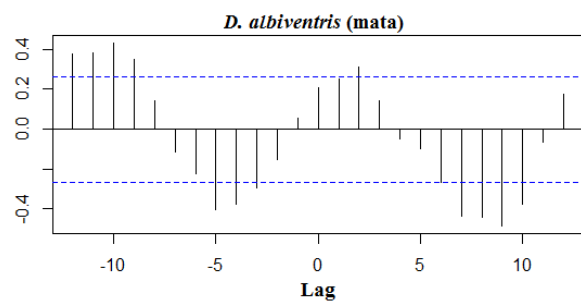
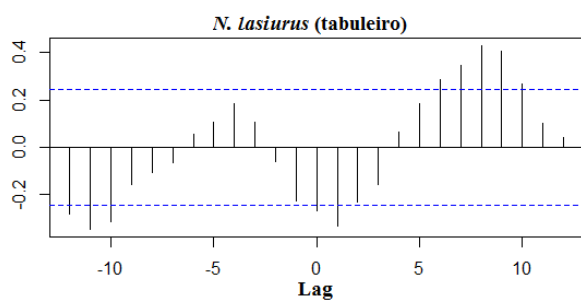
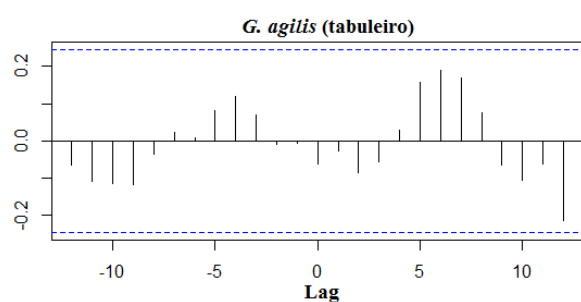
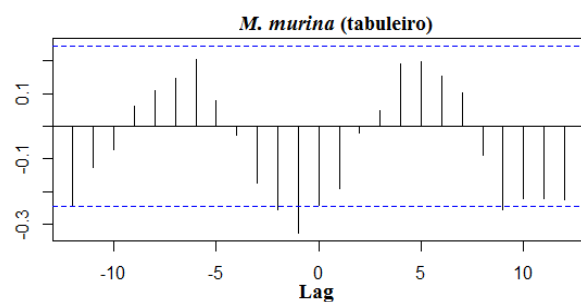
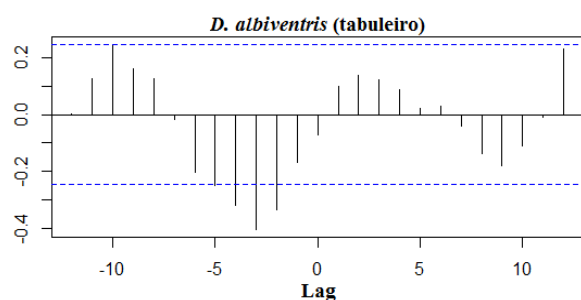
Entretanto, as populações não foram só afetadas por variáveis climáticas locais. Nossos resultados mostraram que as populações de marsupiais são afetadas pelas oscilações climáticas regionais ENSO e TSA, os quais alteram os padrões de precipitação locais e, consequentemente, a disponibilidade de alimento no ambiente. Isso confirmou nossa hipótese de que marsupiais são sensíveis aos fenômenos climáticos de larga escala. Contudo, o efeito desses fatores foi mais forte para a população de *D. albiventris* do que para *M. murina*.

Como esperado, fatores endógenos também afetaram as populações de marsupiais. Ambas as populações estudadas sob esse aspecto foram fortemente reguladas por um mecanismo de *feedback*. *Didelphis albiventris* foi afetado por um *feedback* negativo, evidenciando a importância da competição intra-específica na dinâmica populacional. Por outro lado, *M. murina* foi regulada por um *feedback* positivo, no entanto, não identificamos mecanismos claros para explicar esse resultado. Essas duas populações de marsupiais também apresentaram um forte grau de relação, com uma afetando a dinâmica da outra, fortalecendo a evidência de predação intraguilda.

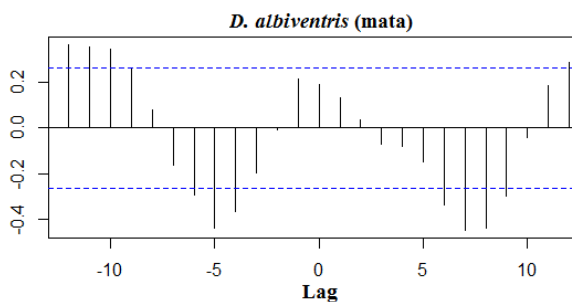
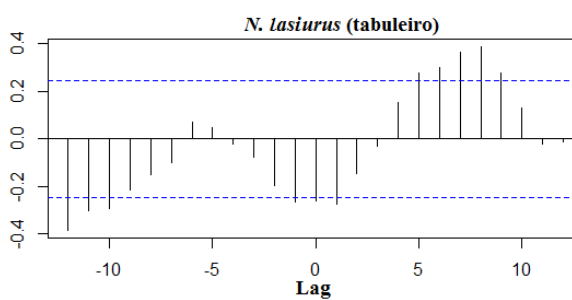
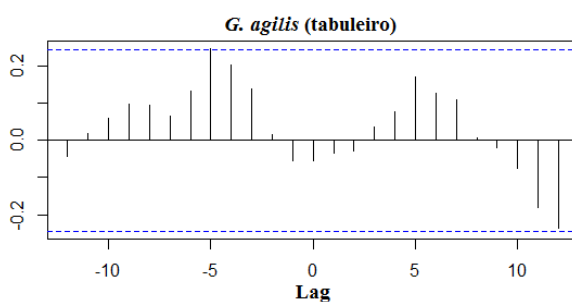
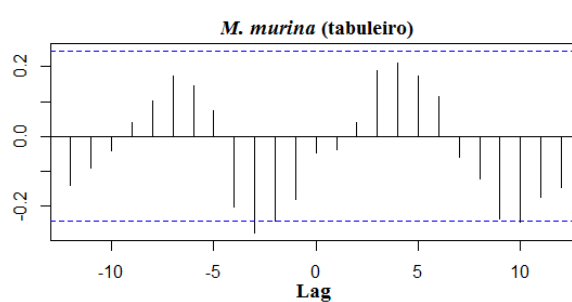
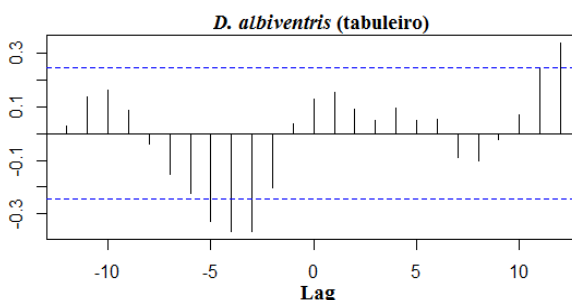
Esse estudo traz importante conhecimento acerca da dinâmica populacional de pequenos mamíferos em uma área de grande relevância, mas pouco estudada. Estudos de longa duração como este, que investigam a sazonalidade e os efeitos de fatores endógenos e exógenos sobre as populações de marsupiais e roedores neotropicais ainda são escassos. Porém, fornecem uma avaliação mais completa e refinada de como as populações respondem ao ambiente e interagem entre si para gerar o padrão dinâmico observado.

APÊNDICE A - Resultados da correlação cruzada (Capítulo I)

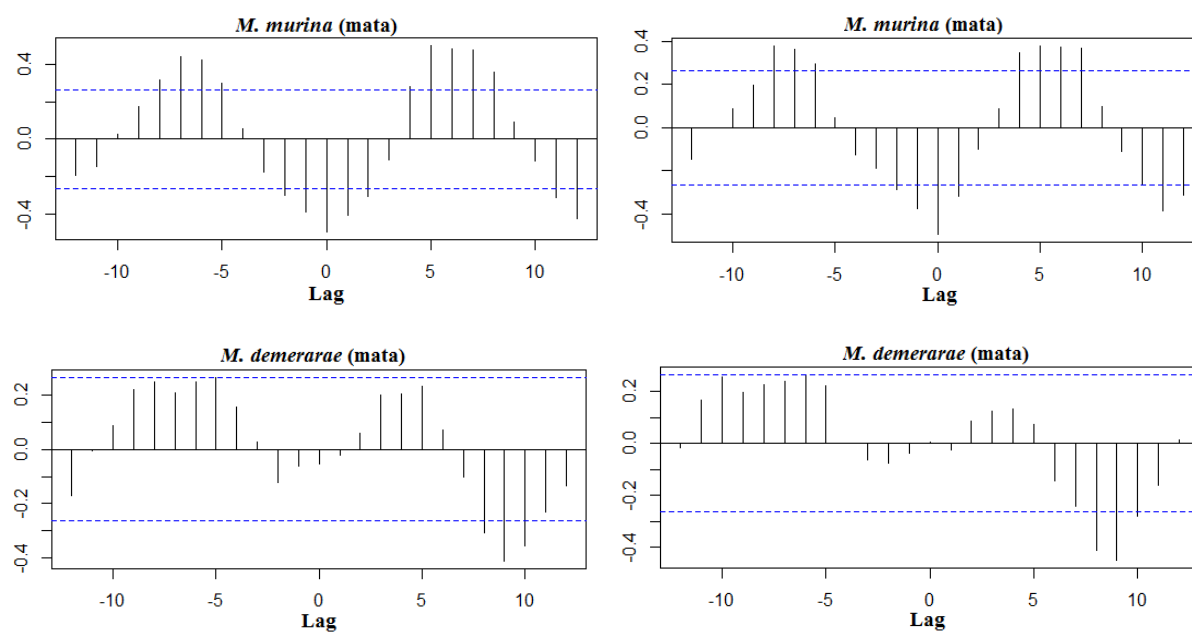
PRECIPITAÇÃO



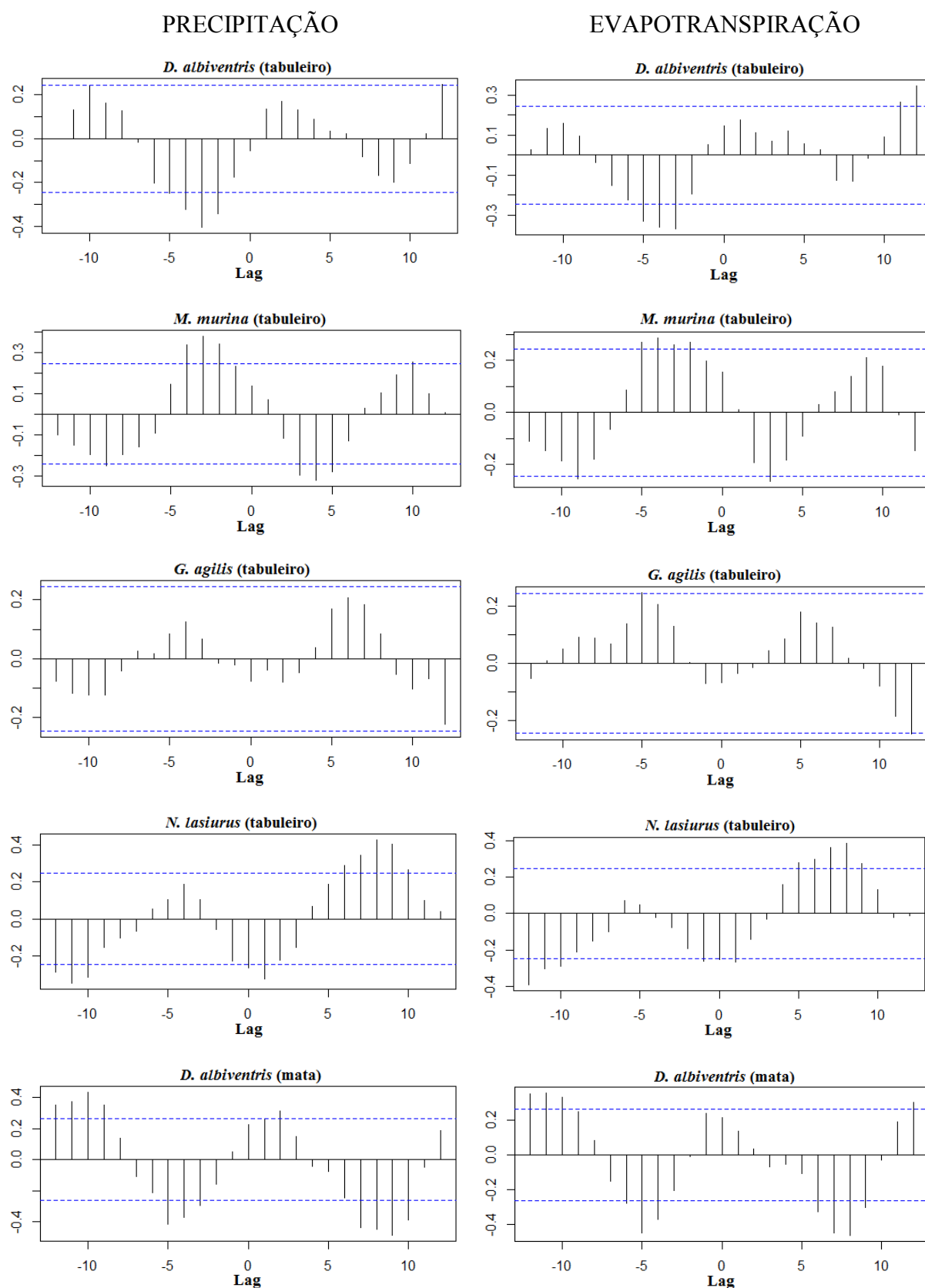
EVAPOTRANSPIRAÇÃO



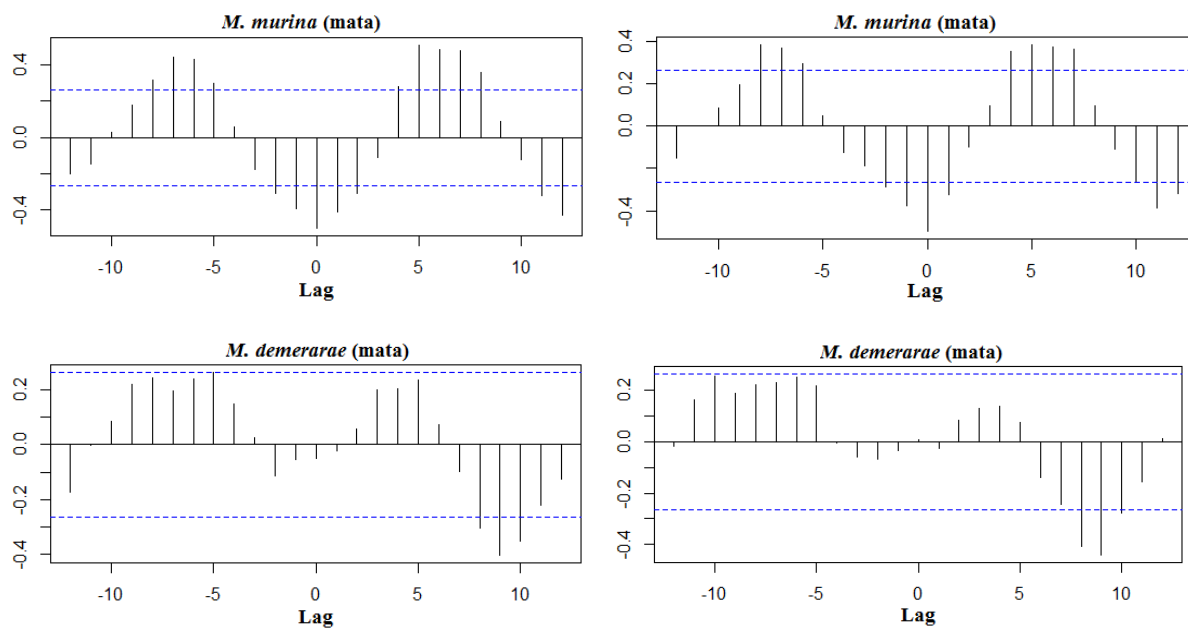
Apêndice A.1. Correlação cruzada entre os valores mensais absolutos das variáveis climáticas (precipitação e taxa de evapotranspiração) e o tamanho populacional (MNKA) das espécies capturadas em dois tipos de vegetação na REBIO Guaribas. O “Lag” é dado em meses. o eixo “y” apresenta o coeficiente de correlação. A linha tracejada indica o intervalo de confiança (I.C. = 95%). *Continua.*



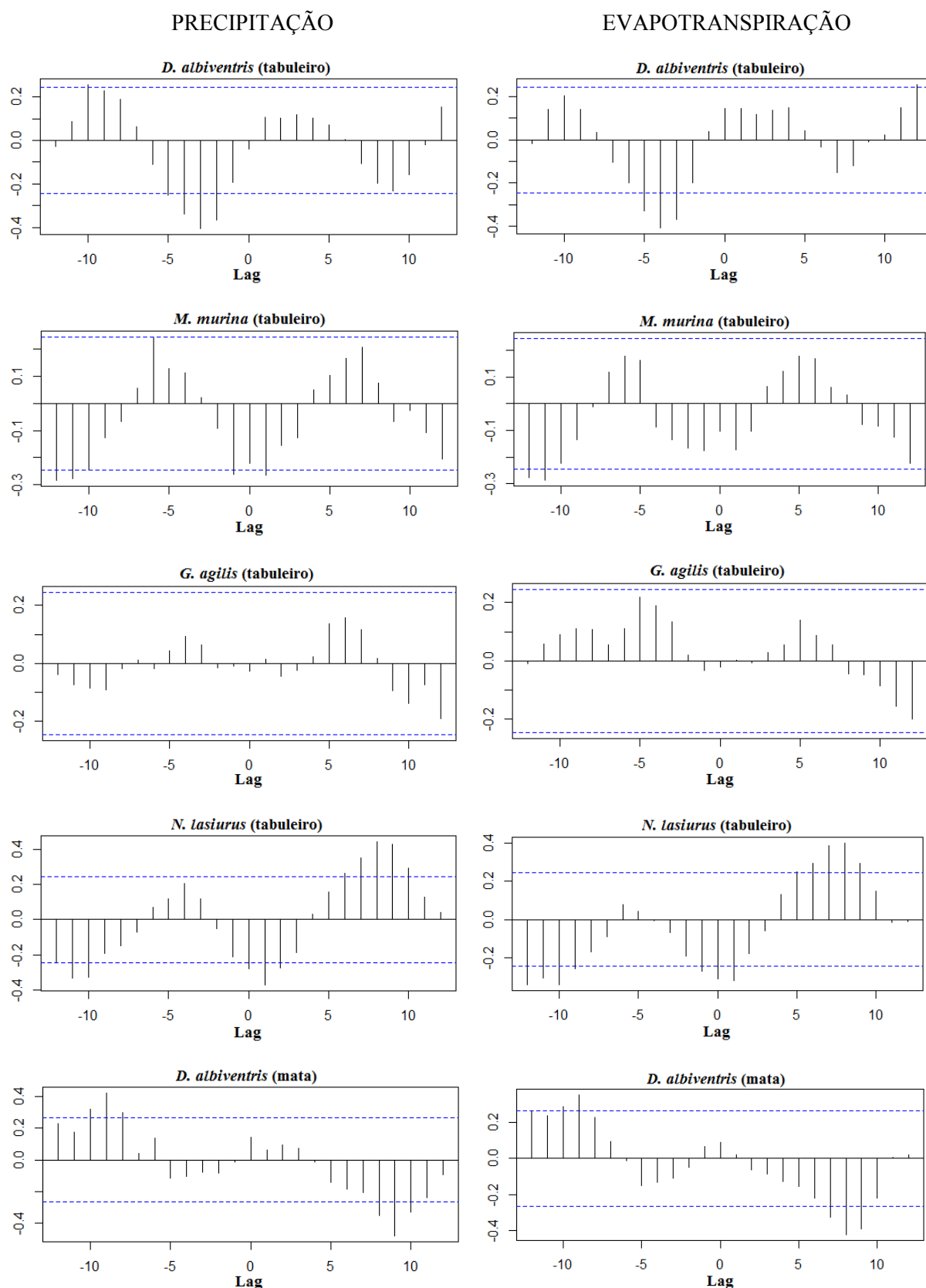
Apêndice A.1. *Conclusão.* Correlação cruzada entre os valores mensais absolutos das variáveis climáticas (precipitação e taxa de evapotranspiração) e o tamanho populacional (MNKA) das espécies capturadas em dois tipos de vegetação na REBIO Guaribas. O “Lag” é dado em meses. o eixo “y” apresenta o coeficiente de correlação. A linha tracejada indica o intervalo de confiança (I.C. = 95%).



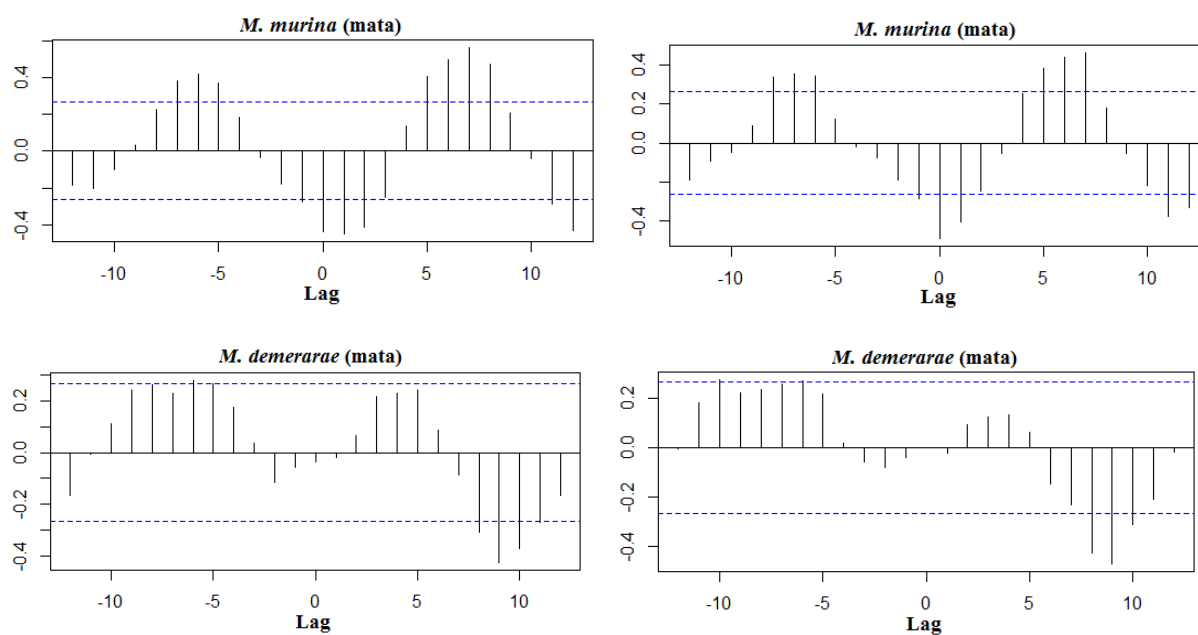
Apêndice A.2. Correlação cruzada entre os valores mensais absolutos das variáveis climáticas (precipitação e taxa de evapotranspiração) e a densidade populacional das espécies capturadas em dois tipos de vegetação na REBIO Guaribas. O “Lag” é dado em meses. o eixo “y” apresenta o coeficiente de correlação. A linha tracejada indica o intervalo de confiança (I.C. = 95%). *Continua.*



Apêndice A.2. *Conclusão*. Correlação cruzada entre os valores mensais absolutos das variáveis climáticas (precipitação e taxa de evapotranspiração) e a densidade populacional das espécies capturadas em dois tipos de vegetação na REBIO Guaribas. O “Lag” é dado em meses. o eixo “y” apresenta o coeficiente de correlação. A linha tracejada indica o intervalo de confiança (I.C. = 95%).



Apêndice A.3. Correlação cruzada entre os valores mensais absolutos das variáveis climáticas (precipitação e taxa de evapotranspiração) e a biomassa populacional das espécies capturadas em dois tipos de vegetação na REBIO Guaribas. O “Lag” é dado em meses. o eixo “y” apresenta o coeficiente de correlação. A linha tracejada indica o intervalo de confiança (I.C. = 95%). *Continua.*



Apêndice A.3. *Conclusão*. Correlação cruzada entre os valores mensais absolutos das variáveis climáticas (precipitação e taxa de evapotranspiração) e a biomassa populacional das espécies capturadas em dois tipos de vegetação na REBIO Guaribas. O “Lag” é dado em meses. o eixo “y” apresenta o coeficiente de correlação. A linha tracejada indica o intervalo de confiança (I.C. = 95%).

ANEXO I - Normas da revista científica – Mammalian Biology

Introduction

Mammalian Biology (formerly *Zeitschrift für Säugetierkunde*) is an international scientific journal edited by the Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde (German Society of Mammalogy). The journal is devoted to the publication of research on mammals (see aims and scope of the journal). We publish original research papers, short communications and occasionally review articles that generate a significant contribution to the field of mammalogy.

Content of the manuscript

Manuscripts can be published as original investigations, short communications or reviews. The total length should not exceed 7000 words including references, tables and figure legends. In the case of longer articles (in particular reviews) please contact the managing editor before submission.

Original investigations: In addition to the text, original investigations should include illustrations, tables and references. The text should be divided into: Abstract, Introduction, Material and methods (Please ensure to use Material and not Materials), Results, Discussion (or together as Results and Discussion), Acknowledgements, References.

Short communications: Please include Keywords and an Abstract. The only headings allowed for Short communication items are 'Acknowledgements' and 'References'. Delete all others (e.g. Introduction, Results). Short communications should not exceed 4000 words in total and usually have a maximum of two items (tables or figures).

Reviews: Manuscripts that review and integrate the current state of knowledge in a special field of mammalian biology are also welcome. The text must provide an Abstract, special headings depending on the subject, Acknowledgements, References.

Preparation

Peer review

This journal operates a single blind review process. All contributions will be initially assessed by the editor for suitability for the journal. Papers deemed suitable are then typically sent to a minimum of two independent expert reviewers to assess the scientific quality of the paper.

The Editor is responsible for the final decision regarding acceptance or rejection of articles. The Editor's decision is final.

Use of word processing software

It is important that the file be saved in the native format of the word processor used. The text should be in single-column format. Keep the layout of the text as simple as possible. Most formatting codes will be removed and replaced on processing the article. In particular, do not use the word processor's options to justify text or to hyphenate words. However, do use bold face, italics, subscripts, superscripts etc. When preparing tables, if you are using a table grid, use only one grid for each individual table and not a grid for each row. If no grid is used, use tabs, not spaces, to align columns. The electronic text should be prepared in a way very similar to that of conventional manuscripts (see also the Guide to Publishing with Elsevier). Note that source files of figures, tables and text graphics will be required whether or not you embed your figures in the text. See also the section on Electronic artwork.

To avoid unnecessary errors you are strongly advised to use the 'spell-check' and 'grammar-check' functions of your word processor. Line numbering should be applied throughout the text. Please use italics only for species names, not to mark subheadings or other important information. Italics should also always be used for "in vitro" and "in vivo".

The primary headings should be in bold followed by italic secondary headings. There should be no numbers.

Article structure

Subdivision - unnumbered sections

Divide your article into clearly defined sections. Each subsection is given a brief heading. Each heading should appear on its own separate line. Subsections should be used as much as possible when crossreferencing text: refer to the subsection by heading as opposed to simply 'the text'.

Introduction

State the objectives of the work and provide an adequate background, avoiding a detailed literature survey or a summary of the results.

Material and methods

Provide sufficient detail to allow the work to be reproduced. Methods already published should be indicated by a reference: only relevant modifications should be described.

Theory/calculation

A Theory section should extend, not repeat, the background to the article already dealt with in the Introduction and lay the foundation for further work. In contrast, a Calculation section represents a practical development from a theoretical basis.

Results

Results should be clear and concise.

Discussion

This should explore the significance of the results of the work, not repeat them. A combined Results and Discussion section is often appropriate. Avoid extensive citations and discussion of published literature.

Conclusions

The main conclusions of the study may be presented in a short Conclusions section, which may stand alone or form a subsection of a Discussion or Results and Discussion section.

Appendices

If there is more than one appendix, they should be identified as A, B, etc. Formulae and equations in appendices should be given separate numbering: Eq. (A.1), Eq. (A.2), etc.; in a subsequent appendix, Eq. (B.1) and so on. Similarly for tables and figures: Table A.1; Fig. A.1, etc.

Essential title page information

- **Title.** Concise and informative. Titles are often used in information-retrieval systems. Avoid abbreviations and formulae where possible.
- **Author names and affiliations.** Please clearly indicate the given name(s) and family name(s) of each author and check that all names are accurately spelled. Present the authors' affiliation addresses (where the actual work was done) below the names. Indicate all affiliations with a lowercase superscript letter immediately after the author's name and in front of the appropriate address. Provide the full postal address of each affiliation, including the country name and, if available, the e-mail address of each author.

- ***Corresponding author.*** Clearly indicate who will handle correspondence at all stages of refereeing and publication, also post-publication. **Ensure that the e-mail address is given and that contact details are kept up to date by the corresponding author.**

- ***Present/permanent address.*** If an author has moved since the work described in the article was done, or was visiting at the time, a 'Present address' (or 'Permanent address') may be indicated as a footnote to that author's name. The address at which the author actually did the work must be retained as the main, affiliation address. Superscript Arabic numerals are used for such footnotes.

Abstract

A concise and factual abstract is required. The abstract should state briefly the purpose of the research, the principal results and major conclusions. An abstract is often presented separately from the article, so it must be able to stand alone. For this reason, References should be avoided, but if essential, then cite the author(s) and year(s). Also, non-standard or uncommon abbreviations should be avoided, but if essential they must be defined at their first mention in the abstract itself.

Keywords

Immediately after the abstract, provide a maximum of 5 keywords (1 minimum), avoiding general and plural terms and multiple concepts (avoid, for example, 'and', 'of'). Capitalize the first letter of your keywords; in the case of compound keywords, capitalize only the first word. Be sparing with abbreviations: only abbreviations firmly established in the field may be eligible. These keywords will be used for indexing purposes.

Abbreviations

Define abbreviations that are not standard in this field in a footnote to be placed on the first page of the article. Such abbreviations that are unavoidable in the abstract must be defined at their first mention there, as well as in the footnote. Ensure consistency of abbreviations throughout the article.

Acknowledgements

Collate acknowledgements in a separate section at the end of the article before the references and do not, therefore, include them on the title page, as a footnote to the title or otherwise. List here those individuals who provided help during the research (e.g., providing language

help, writing assistance or proof reading the article, etc.). Please use 'Acknowledgements' rather than 'Acknowledgments'.

Formatting of funding sources

List funding sources in this standard way to facilitate compliance to funder's requirements: Funding: This work was supported by the National Institutes of Health [grant numbers xxxx, yyyy]; the Bill & Melinda Gates Foundation, Seattle, WA [grant number zzzz]; and the United States Institutes of Peace [grant number aaaa].

It is not necessary to include detailed descriptions on the program or type of grants and awards. When funding is from a block grant or other resources available to a university, college, or other research institution, submit the name of the institute or organization that provided the funding.

If no funding has been provided for the research, please include the following sentence: This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors.

Units

Follow internationally accepted rules and conventions: use the international system of units (SI). If other units are mentioned, please give their equivalent in SI.

Footnotes

Footnotes should be used sparingly. Number them consecutively throughout the article. Many word processors can build footnotes into the text, and this feature may be used. Otherwise, please indicate the position of footnotes in the text and list the footnotes themselves separately at the end of the article. Do not include footnotes in the Reference list.

Artwork

Electronic artwork

General points

- Make sure you use uniform lettering and sizing of your original artwork.
- Embed the used fonts if the application provides that option.
- Aim to use the following fonts in your illustrations: Arial, Courier, Times New Roman, Symbol, or use fonts that look similar.
- Number the illustrations according to their sequence in the text.

- Use a logical naming convention for your artwork files.
- Provide captions to illustrations separately.
- Size the illustrations close to the desired dimensions of the published version.
- Submit each illustration as a separate file.

A detailed guide on electronic artwork is available.

You are urged to visit this site; some excerpts from the detailed information are given here.

Formats

If your electronic artwork is created in a Microsoft Office application (Word, PowerPoint, Excel) then please supply 'as is' in the native document format.

Regardless of the application used other than Microsoft Office, when your electronic artwork is finalized, please 'Save as' or convert the images to one of the following formats (note the resolution requirements for line drawings, halftones, and line/halftone combinations given below):

EPS (or PDF): Vector drawings, embed all used fonts.

TIFF (or JPEG): Color or grayscale photographs (halftones), keep to a minimum of 300dpi.

TIFF (or JPEG): Bitmapped (pure black & white pixels) line drawings, keep to a minimum of 1000 dpi.

TIFF (or JPEG): Combinations bitmapped line/half-tone (color or grayscale), keep to a minimum of 500 dpi.

Please do not:

- Supply files that are optimized for screen use (e.g., GIF, BMP, PICT, WPG); these typically have a low number of pixels and limited set of colors;
- Supply files that are too low in resolution;
- Submit graphics that are disproportionately large for the content.

Color artwork

Please make sure that artwork files are in an acceptable format (TIFF (or JPEG), EPS (or PDF), or MS Office files) and with the correct resolution. If, together with your accepted article, you submit usable color figures then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in color online (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether or not these illustrations are reproduced in color in the printed version. **For color reproduction in print, you will receive**

information regarding the costs from Elsevier after receipt of your accepted article.

Please

indicate your preference for color: in print or online only. Further information on the preparation of electronic artwork.

Illustration services

Elsevier's WebShop offers Illustration Services to authors preparing to submit a manuscript but concerned about the quality of the images accompanying their article. Elsevier's expert illustrators can produce scientific, technical and medical-style images, as well as a full range of charts, tables and graphs. Image 'polishing' is also available, where our illustrators take your image(s) and improve them to a professional standard. Please visit the website to find out more.

Figure captions

Ensure that each illustration has a caption. Supply captions separately, not attached to the figure. A caption should comprise a brief title (**not** on the figure itself) and a description of the illustration. Keep text in the illustrations themselves to a minimum but explain all symbols and abbreviations used.

Tables

Please submit tables as editable text and not as images. Tables can be placed either next to the relevant text in the article, or on separate page(s) at the end. Number tables consecutively in accordance with their appearance in the text and place any table notes below the table body. Be sparing in the use of tables and ensure that the data presented in them do not duplicate results described elsewhere in the article. Please avoid using vertical rules. In table headlines, use italics only for species names.

References

Citation in text

Please ensure that every reference cited in the text is also present in the reference list (and vice versa). Any references cited in the abstract must be given in full. Unpublished results and personal communications are not recommended in the reference list, but may be mentioned in the text. If these references are included in the reference list they should follow the standard reference style of the journal and should include a substitution of the publication date with

either 'Unpublished results' or 'Personal communication'. Citation of a reference as 'in press' implies that the item has been accepted for publication.

Reference links

Increased discoverability of research and high quality peer review are ensured by online links to the sources cited. In order to allow us to create links to abstracting and indexing services, such as Scopus, CrossRef and PubMed, please ensure that data provided in the references are correct. Please note that incorrect surnames, journal/book titles, publication year and pagination may prevent link creation. When copying references, please be careful as they may already contain errors. Use of the DOI is encouraged.

A DOI can be used to cite and link to electronic articles where an article is in-press and full citation details are not yet known, but the article is available online. A DOI is guaranteed never to change, so you can use it as a permanent link to any electronic article. An example of a citation using DOI for an article not yet in an issue is: VanDecar J.C., Russo R.M., James D.E., Ambeh W.B., Franke M. (2003). Aseismic continuation of the Lesser Antilles slab beneath northeastern Venezuela. *Journal of Geophysical Research*, <https://doi.org/10.1029/2001JB000884>. Please note the format of such citations should be in the same style as all other references in the paper.

Web references

As a minimum, the full URL should be given and the date when the reference was last accessed. Any further information, if known (DOI, author names, dates, reference to a source publication, etc.), should also be given. Web references can be listed separately (e.g., after the reference list) under a different heading if desired, or can be included in the reference list.

Data references

This journal encourages you to cite underlying or relevant datasets in your manuscript by citing them in your text and including a data reference in your Reference List. Data references should include the following elements: author name(s), dataset title, data repository, version (where available), year, and global persistent identifier. Add [dataset] immediately before the reference so we can properly identify it as a data reference. The [dataset] identifier will not appear in your published article.

References in a special issue

Please ensure that the words 'this issue' are added to any references in the list (and any citations in the text) to other articles in the same Special Issue.

Reference management software

Most Elsevier journals have their reference template available in many of the most popular reference management software products. These include all products that support Citation Style Language styles, such as Mendeley and Zotero, as well as EndNote. Using the word processor plug-ins from these products, authors only need to select the appropriate journal template when preparing their article, after which citations and bibliographies will be automatically formatted in the journal's style. If no template is yet available for this journal, please follow the format of the sample references and citations as shown in this Guide. Users of Mendeley Desktop can easily install the reference style for this journal by clicking the following link: <http://open.mendeley.com/use-citation-style/mammalian-biology> When preparing your manuscript, you will then be able to select this style using the Mendeley plug-ins for Microsoft Word or LibreOffice.

Reference style

Text: All citations in the text should refer to:

1. *Single author:* the author's name (without initials, unless there is ambiguity) and the year of publication;
2. *Two authors:* both authors' names and the year of publication;
3. *Three or more authors:* first author's name followed by 'et al.' and the year of publication.

Citations may be made directly (or parenthetically). Groups of references should be listed first alphabetically, then chronologically.

Examples: 'as demonstrated (Allan, 2000a, 2000b, 1999; Allan and Jones, 1999). Kramer et al. (2010) have recently shown'

List: References should be arranged first alphabetically and then further sorted chronologically if necessary. More than one reference from the same author(s) in the same year must be identified by the letters 'a', 'b', 'c', etc., placed after the year of publication.

*Examples:***Reference to a journal publication:**

Van der Geer, J., Hanraads, J.A.J., Lupton, R.A., 2010. The art of writing a scientific article. *J. Sci. Commun.* 163, 51–59.

Reference to a book:

Strunk Jr., W., White, E.B., 2000. *The Elements of Style*, fourth ed. Longman, New York.

Reference to a chapter in an edited book:

Mettam, G.R., Adams, L.B., 2009. How to prepare an electronic version of your article, in: Jones, B.S., Smith, R.Z. (Eds.), *Introduction to the Electronic Age*. E-Publishing Inc., New York, pp. 281–304.

Reference to a website:

Cancer Research UK, 1975. Cancer statistics reports for the UK.
<http://www.cancerresearchuk.org/aboutcancer/statistics/cancerstatsreport/> (accessed 13.03.03).

Reference to a dataset:

[dataset] Oguro, M., Imahiro, S., Saito, S., Nakashizuka, T., 2015. Mortality data for Japanese oak wilt disease and surrounding forest compositions. *Mendeley Data*, v1.
<https://doi.org/10.17632/xwj98nb39r.1>.

Journal abbreviations source

Journal names should be abbreviated according to the List of Title Word Abbreviations.

Video

Elsevier accepts video material and animation sequences to support and enhance your scientific research. Authors who have video or animation files that they wish to submit with their article are strongly encouraged to include links to these within the body of the article. This can be done in the same way as a figure or table by referring to the video or animation content and noting in the body text where it should be placed. All submitted files should be properly labeled so that they directly relate to the video file's content. In order to ensure that your video or animation material is directly usable, please provide the files in one of our recommended file formats with a preferred maximum size of 150 MB. Video and animation files supplied will be published online in the electronic version of your article in Elsevier Web products, including ScienceDirect. Please supply 'stills' with your files: you can choose any frame from the video or animation or make a separate image. These will be used instead of

standard icons and will personalize the link to your video data. For more detailed instructions please visit our video instruction pages. Note: since video and animation cannot be embedded in the print version of the journal, please provide text for both the electronic and the print version for the portions of the article that refer to this content.

Supplementary material

Supplementary material such as applications, images and sound clips, can be published with your article to enhance it. Submitted supplementary items are published exactly as they are received (Excel or PowerPoint files will appear as such online). Please submit your material together with the article and supply a concise, descriptive caption for each supplementary file. If you wish to make changes to supplementary material during any stage of the process, please make sure to provide an updated file. Do not annotate any corrections on a previous version. Please switch off the 'Track Changes' option in Microsoft Office files as these will appear in the published version.

Data linking

If you have made your research data available in a data repository, you can link your article directly to the dataset. Elsevier collaborates with a number of repositories to link articles on ScienceDirect with relevant repositories, giving readers access to underlying data that give them a better understanding of the research described. There are different ways to link your datasets to your article. When available, you can directly link your dataset to your article by providing the relevant information in the submission system. For more information, visit the database linking page.

For supported data repositories a repository banner will automatically appear next to your published article on ScienceDirect.

In addition, you can link to relevant data or entities through identifiers within the text of your manuscript, using the following format: Database: xxxx (e.g., TAIR: AT1G01020; CCDC: 734053; PDB: 1XFN).

ARTICLE ENRICHMENTS

Google Maps and KML files

KML (Keyhole Markup Language) files (optional): You can enrich your online articles by providing KML or KMZ files which will be visualized using Google maps. The KML or KMZ files can be uploaded in our online submission system. KML is an XML schema for expressing geographic annotation and visualization within Internet-based Earth browsers. Elsevier will generate Google Maps from the submitted KML files and include these in the article when published online. Submitted KML files will also be available for downloading from your online article on ScienceDirect.

Interactive Phylogenetic Trees

You can enrich your online articles by providing phylogenetic tree data files (optional) in Newick or NeXML format, which will be visualized using the interactive tree viewer embedded within the online article. Using the viewer it will be possible to zoom into certain tree areas, change the tree layout, search within the tree, and collapse/expand tree nodes and branches. Submitted tree files will also be available for downloading from your online article on ScienceDirect. Each tree must be contained in an individual data file before being uploaded separately to the online submission system, via the 'phylogenetic tree data' submission category. Newick files must have the extension .new or .nwk (note that a semicolon is needed to end the tree). Please do not enclose comments in Newick files and also delete any artificial line breaks within the tree data because these will stop the tree from showing. For NeXML, the file extension should be .xml. Please do not enclose comments in the file. Tree data submitted with other file extensions will not be processed. Please make sure that you validate your Newick/NeXML files prior to submission.

3D models

You can enrich your online articles by providing 3D models (optional) in PLY, OBJ or U3D format, which will be visualized using the interactive viewer next to the article. Each 3D model will have to be zipped and uploaded to the online submission system via the '3D models' submission category. Please be advised that the recommended model size before zipping is maximum 150 MB. Multiple models can be submitted. Please provide a short informative description for each model by filling in the 'Description' field when uploading a dataset. Note: all datasets will be available for download from the online article on ScienceDirect. If you have concerns about your data being downloadable, please provide a video instead. More information on OBJ and PLY models or U3D models.

Interactive plots

This journal enables you to show an Interactive Plot with your article by simply submitting a data file.

Virtual Microscope

The journal encourages authors to supplement in-article microscopic images with corresponding high resolution versions for use with the Virtual Microscope viewer. The Virtual Microscope is a web based viewer that enables users to view microscopic images at the highest level of detail and provides features such as zoom and pan. This feature for the first time gives authors the opportunity to share true high resolution microscopic images with their readers. Authors of this journal will receive an invitation e-mail to create microscope images for use with the Virtual Microscope when their manuscript is first reviewed. If you opt to use the feature, please contact virtualmicroscope@elsevier.com for instructions on how to prepare and upload the required high resolution images.

Taxon names

We strongly discourage the use of non-phylogenetic taxon names such as Insectivora, Fissipedia or Artiodactyla. These names do not refer to monophyletic groups and are thus obsolete. If you want to refer to a para- or polyphyletic assemblage that shares a certain behavior or adaptation etc., please use other expressions, e. g. terrestrial carnivores (instead of Fissipedia) or terrestrial cetartiodactyls (instead of Artiodactyla). "Insectivorous mammals is acceptable if you refer to mammals that feed on insects irrespective of their phylogenetic relationships (i. e. anteaters as well as shrews) but not if you refer to the groups formerly falsely combined into "Insectivora".

Revisions

Papers may be returned for modification or revision. Revised manuscripts should be returned to the editorial office within 90 days after receipt of the reviews, otherwise they will be treated as new submissions